



**Approches stochastiques et déterministes en biologie :
dynamique adaptative, modélisation pour l'écologie,
génétique des populations et dynamique moléculaire ;
caractère bien posé d'équations différentielles ordinaires
et stochastiques**

Nicolas Champagnat

► **To cite this version:**

Nicolas Champagnat. Approches stochastiques et déterministes en biologie : dynamique adaptative, modélisation pour l'écologie, génétique des populations et dynamique moléculaire ; caractère bien posé d'équations différentielles ordinaires et stochastiques. Probabilités [math.PR]. Université de Lorraine, 2015. tel-01188203

HAL Id: tel-01188203

<https://inria.hal.science/tel-01188203>

Submitted on 28 Aug 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution| 4.0 International License

MÉMOIRE

présenté par

Nicolas CHAMPAGNAT

en vue d'obtenir le diplôme

d'HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES

de l'Université de Lorraine

Spécialité : **Mathématiques**

Approches stochastiques et déterministes en biologie : dynamique adaptative, modélisation pour l'écologie, génétique des populations et dynamique moléculaire ; caractère bien posé d'équations différentielles ordinaires et stochastiques

soutenue le 18 février 2015.

Composition du jury

Michel BENAÏM	Prof.	Université de Neuchâtel	Examineur
Thomas KURTZ	Prof.	University of Wisconsin-Madison	Rapporteur
Sylvie MÉLÉARD	Prof.	École Polytechnique	Examinatrice
Hans METZ	Prof.	Universiteit Leiden	Examineur
Benoît PERTHAME	Prof.	Université Pierre et Marie Curie	Rapporteur et examinateur
Denis TALAY	DR	Inria Sophia Antipolis-Méditerranée	Examineur
Pierre VALLOIS	Prof.	Université de Lorraine	Examineur
Anton WAKOLBINGER	Prof.	Universität Frankfurt	Rapporteur et examinateur

Remerciements

Malgré une écriture qui s'est étalée (démessurément) en longueur, ce mémoire a été pour moi une très bonne occasion de prendre du recul sur mon travail de recherche de ces dernières années. La première chose qui en ressort, c'est que le métier de chercheur est un plaisir de travail au quotidien qui ne serait rien sans les contacts et les interactions avec mes collègues, et c'est ici pour moi l'occasion idéale de les remercier.

Je commencerai par remercier du fond du cœur Sylvie Méléard. C'est elle qui a guidé mes premiers pas dans le monde de la recherche et nos collaborations se sont poursuivies depuis avec pour ma part un très grand plaisir. C'est toujours très agréable et motivant de partager son énergie et sa curiosité scientifique autour d'un problème mathématique coriace.

Je remercie infiniment Tom Kurtz, Benoît Perthame et Anton Wakolbinger d'avoir accepté de rapporter mon travail. Ce sont tous les trois des figures charismatiques des probabilités et des équations aux dérivées partielles et des personnalités enthousiasmantes, et c'est un grand honneur pour moi qu'ils aient donné leur avis sur mes contributions à l'aune de leur expertise. Je ne peux qu'imaginer le temps de travail que cela représente, et je les en remercie chaleureusement.

Un grand merci à Michel Benaïm, Sylvie Méléard, Hans Metz, Denis Talay et Pierre Vallois pour avoir accepté de participer à mon jury d'HDR. Michel, nos discussions épisodiques depuis plusieurs années qui ont repris récemment vont peut-être aboutir à une collaboration, et ce serait pour moi un honneur. Merci à Hans pour nos quelques discussions stimulantes. J'ai toujours été impressionné par sa vision et sa maîtrise mathématique de tous les aspects de la dynamique adaptative. C'est toujours un plaisir pour moi d'échanger et de travailler avec Denis, même si les occasions sont moins fréquentes maintenant que je suis à Nancy. Merci à Pierre de jouer le rôle de local dans ce jury. Nos discussions sur le cancer sont très stimulantes et marquent, je l'espère, le début d'une collaboration régulière. Merci à tous d'avoir pu trouver cette date dans les rares trous de votre emploi du temps. Je suis très heureux d'avoir pu tous vous réunir aujourd'hui.

Je remercie également vivement Étienne Pardoux et Pierre Vallois pour avoir écrit un pré-rapport sur mon HDR (je sais, c'est en principe confidentiel, mais il arrive que certaines informations transpirent), et Antoine Lejay pour avoir accepté d'être mon parrain scientifique pour cette HDR.

Je souhaite également remercier tous mes co-auteurs : Gérard Ben Arous, Mirreille Bossy, Fabien Campillo, Chris Chipot, Madalina Deaconu, Persi Diaconis, Erwan Faou, Régis Ferrière, Pierre-Emmanuel Jabin, Amaury Lambert, Antoine Lejay, Hélène Leman, Sylvain Maire, Sylvie Méléard, Laurent Miclo, Nicolas Navet, Gaël

Raoul, Mathieu Richard, Sylvie Roelly, Khaled Salhi, Denis Talay, Denis Villemonais, Laurent Violeau et Mariette Yvinec. J'ai eu grand plaisir à travailler avec vous tous; ces collaborations sont l'essence et le moteur de notre travail. Je remercie également tous mes autres collègues avec qui nous avons des projets qui n'ont pas encore abouti. Nous courrons tous après le temps, mais chacun de nos projets me tient à cœur.

Je remercie également mes premiers doctorants Nicolas Perrin, Julien Claisse et Benoît Henry, que j'ai eu le plaisir de coencadrer avec Denis Talay et Dave Ritchie. Je suis très fier de votre travail et de vous avoir accompagnés dans cette aventure.

Depuis 2006, j'ai la chance de travailler à l'Inria dans l'équipe TOSCA, d'abord à Sophia Antipolis, puis à Nancy. J'y ai bénéficié d'un excellent cadre de travail et de collègues stimulants qui ont rendu ces années très agréables. Je n'ai pas vu le temps passer. Merci à toute l'équipe sophipolitaine, Mireille Bossy, Denis Talay et Étienne Tanré, sans oublier Marie-Line Ramfos et Christine Faber. Merci à toute l'équipe nancéienne, Madalina Deaconu, Antoine Lejay et Denis Villemonais, sans oublier Laurence Benini. Merci également à tous les membres de l'IECL, pour leur contact au jour le jour et pour faire vivre ce laboratoire où il fait bon travailler.

Je tiens également à remercier tous les membres des ANR MAEV et MANEGE, portées par Étienne Pardoux et Sylvie Méléard. Cela a été pour moi une chance de participer pendant 8 ans à nos réunions régulières et enrichissantes, sources de nombreuses discussions passionnantes. L'ambiance a toujours été très agréables grâce aux nombreux jeunes chercheurs membres de ces ANR, que je remercie également.

Mes derniers remerciements, et non les moindres, vont à ma famille et mes amis. Je dédie ce mémoire à Louise, Baptiste et Marius, qui ont été sans le savoir un énorme soutien, par leur présence qui permet de relativiser le stress et la fatigue du travail... quelquefois par un stress et une fatigue familiale! Merci enfin à Brigitte pour son soutien constant, pour avoir supporté les hauts et les bas, et pour donner tout son sens à ce qui n'est pas dans ce mémoire.

Table des matières

Remerciements	iii
Publications	ix
Présentation du manuscrit	xi
1 Approches probabilistes et déterministes en dynamique adaptative	1
1.1 Introduction aux dynamiques adaptatives	1
1.2 Modèle individu-centré	4
1.2.1 Le modèle	5
1.2.2 Exemple	7
1.3 Comportement en temps long de systèmes de Lotka-Volterra compétitifs [P13]	8
1.4 Limites de mutations rares, grande population et petites mutations [P2, P5, P14]	10
1.4.1 Convergence vers le PES (<i>polymorphic evolution sequence</i>) . .	12
1.4.2 Équation canonique de la dynamique adaptative	15
1.4.3 Critère de branchement évolutif	16
1.4.4 Extensions traitées dans [P2, P3, P5, P14]	18
1.5 Contributions à l’approche EDP des dynamiques adaptatives [P15] .	20
1.5.1 Équations de Hamilton-Jacobi avec contrainte en dynamique adaptative	20
1.5.2 Forme fermée du problème de Hamilton-Jacobi avec contrainte [P15]	22
1.6 Cas des populations finies : diffusion canonique de la dynamique adaptative [P6, P23]	26
1.6.1 Limite de mutations rares en population finie	27
1.6.2 Limite des mutations petites : diffusion canonique	28
1.6.3 Calcul du gradient de fitness	29
1.6.4 Extensions traitées dans [P6, P23]	31
1.7 Propriétés spectrales de processus de naissance et mort bi-type neutres sans mutations [P19]	31
1.7.1 Construction des espaces vectoriels V_d	32
1.7.2 Cas des espaces d’état finis et des opérateurs compacts	34
1.7.3 Extensions traitées dans [P19]	35
1.8 Travaux en cours, perspectives	36

1.8.1	Extension des résultats sur le PES, l'équation canonique et le critère de branchement évolutif	36
1.8.2	Controverses biologiques en dynamique adaptative	38
1.8.3	Questions ouvertes sur l'approche EDP	42
1.8.4	Extension des propriétés spectrales de [P19]	42
1.8.5	Distributions quasi-stationnaires	43
2	Modèles individu-centrés en écologie	45
2.1	Introduction	45
2.2	Modèles macroscopiques : différentes limites sur les paramètres du modèle individu-centré [P4, P9, P22]	46
2.3	Évolution dans des modèles spatialement structurés : lien avec les EDP et étude numérique [P7]	52
2.4	Modèles individu-centrés avec réseau d'interaction pour les plantes clonales [P18]	57
2.5	Travaux en cours, perspectives	62
2.5.1	Modèles spatiaux d'évolution avec compétition indirecte	62
2.5.2	Autres types d'interactions et autres résultats de convergence pour les plantes clonales	63
2.5.3	Méthodes numériques pour les modèles individus-centrés en grande population	63
2.5.4	Contrôle stochastique et applications en dynamique de populations	64
3	Splitting trees avec mutations neutres	65
3.1	Splitting tree, processus de contour avec sauts et processus ponctuel de coalescence	65
3.2	Spectre de fréquence moyen dans les splitting trees avec mutations neutres [P17]	70
3.3	Taille des plus grandes familles et âge des plus vieilles familles [P20, P21]	72
3.4	Travaux en cours, perspectives	76
3.4.1	Dynamique des tailles des plus grandes familles en fonction du taux de mutation, et arbres de recombinaison de Sabeti	77
3.4.2	Moments du spectre de fréquence et tailles des plus grandes familles dans le cas d'un splitting tree clonale surcritique	77
3.4.3	Inférence ancestrale dans les splitting trees	78
3.4.4	Dynamique temporelle du temps depuis le plus récent ancêtre commun dans un splitting tree	78
4	Existence et unicité pour des EDO et EDS à coefficients irréguliers	79
4.1	Introduction	79
4.2	Existence et unicité en toute dimension du flot hamiltonien dans un champ de force à variation non bornée [P12]	81
4.3	Existence forte et unicité trajectorielle en toute dimension pour des EDS à coefficients irréguliers [P1]	83
4.4	Travaux en cours, perspectives	86

5 Opérateurs sous forme divergence et méthodes de Monte-Carlo pour les EDP associées	87
5.1 Introduction	87
5.1.1 Interprétation probabiliste des opérateurs sous forme divergence : le cas de la dimension 1	87
5.1.2 Équation de Poisson-Boltzmann de la dynamique moléculaire	89
5.2 Interprétation probabiliste d'opérateurs sous forme divergence et méthode de Monte-Carlo pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée [P11]	91
5.2.1 Interprétation probabiliste d'opérateurs sous forme divergence à coefficients constants par morceaux en dimension quelconque	91
5.2.2 Formule de Feynman-Kac pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée	93
5.2.3 Méthodes de Monte-Carlo pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée	94
5.3 Travaux en cours, perspectives	97
5.3.1 Processus stochastiques associés aux opérateurs sous forme divergence	97
5.3.2 Méthodes numériques liées aux opérateurs sous forme divergence	98
5.3.3 Équation de Poisson-Boltzmann non-linéaire : interprétation probabiliste et méthodes numériques	98
5.3.4 Autres perspectives liées à l'interprétation probabiliste des EDP quasi-linéaires à l'aide de diffusions branchantes	99
Bibliographie	101

Publications

Publications disponibles sur ma page web

<http://iecl.univ-lorraine.fr/~Nicolas.Champagnat/>

Thèse de doctorat

- [T] Étude mathématique de modèles stochastiques issus de la théorie écologique des dynamiques adaptatives. Thèse de doctorat de l'Université Paris 10 (Nanterre), décembre 2004.

Prépublications

- [P1] Champagnat, N., Jabin, P.-E. Strong solutions to stochastic differential equations with rough coefficients (2013).
- [P2] Champagnat, N., Jabin, P.-E., Méléard, S. Adaptive dynamics in a stochastic multi-resources chemostat model (2013). Accepté pour publication dans *Journal de Mathématiques Pures et Appliquées*.

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

- [P3] Champagnat, N., Ferrière, R., Ben Arous, G. The canonical equation of adaptive dynamics : a mathematical view. *Selection* **2**, 73–83 (2001).
- [P4] Champagnat, N., Ferrière, R., Méléard, S. Unifying evolutionary dynamics : From individual stochastic processes to macroscopic models. *Theor. Popul. Biol.* **69**, 297–321 (2006).
- [P5] Champagnat, N. A microscopic interpretation for adaptive dynamics trait substitution sequence models. *Stoch. Proc. Appl.* **116**, 1127–1160 (2006).
- [P6] Champagnat, N., Lambert, A. Evolution of discrete populations and the canonical diffusion of adaptive dynamics. *Ann. Appl. Prob.* **17**, 102–155 (2007).
- [P7] Champagnat, N., Méléard, S. Invasion and adaptive evolution for individual-based spatially structured populations. *J. Math. Biol.* **55**, 147–188 (2007).
- [P8] Champagnat, N., Roelly, S. Limit theorems for conditioned multitype Dawson-Watanabe processes and Feller diffusions. *Electron. J. Probab.* **13**, no. 25, 777–810 (2008).
- [P9] Champagnat, N., Ferrière, R., Méléard, S. From individual stochastic processes to macroscopic models in adaptive evolution. *Stoch. Models* **24**(Suppl. 1), 2–44 (2008).
- [P10] Champagnat, N. Large deviations for singular and degenerate diffusion models in adaptive evolution. *Markov Process. Related Fields* **15**(3), 289–342 (2009).
- [P11] Bossy, M., Champagnat, N., Maire, S., Talay, D. Probabilistic interpretation and random walk on spheres algorithms for the Poisson-Boltzmann equation in molecular dynamics. *M2AN Math. Model. Numer. Anal.* **44**(5), 997–1048 (2010).
- [P12] Champagnat, N., Jabin, P.-E. Well-posedness in any dimension for Hamiltonian flows with non BV force terms. *Comm. Partial Differential Equations* **35**(5), 786–816 (2010).

- [P13] Champagnat, N., Jabin, P.-E., Raoul, G. Convergence to equilibrium in competitive Lotka-Volterra and chemostat systems. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris* **348(23–24)**, 1267–1272 (2010).
- [P14] Champagnat, N., Méléard, S. Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching. *Probab. Theory Related Fields* **151(1–2)**, 45–94 (2011).
- [P15] Champagnat, N., Jabin, P.-E. The evolutionary limit for models of populations interacting competitively via several resources. *J. Differential Equations* **261**, 179–195 (2011).
- [P16] Champagnat, N., Chipot, C. and Faou, E. Reconciling alternate methods for the determination of charge distributions : A probabilistic approach to high-dimensional least-squares approximations. *J. Math. Chem.* **49(1)**, 296–324 (2011).
- [P17] Champagnat, N., Lambert, A. Splitting trees with neutral Poissonian mutations I : Small families. *Stochastic Process. Appl.* **122(3)**, 1003–1033 (2012).
- [P18] Campillo, F., Champagnat, N. Simulation and analysis of an individual-based model for clonal plant dynamics. *Ecological Modelling* **234**, 93–105 (2012).
- [P19] Champagnat, N., Diaconis, P., Miclo, L. On Dirichlet eigenvectors for neutral two-dimensional Markov chains. *Electron. J. Probab.* **17(63)**, 1–41 (2012).
- [P20] Champagnat, N., Lambert, A., Richard, M. Birth and death processes with neutral mutations. *International Journal of Stochastic Analysis* **2012**, article ID 569081, 20 pages (2012).
- [P21] Champagnat, N., Lambert, A. Splitting trees with neutral Poissonian mutations II : Largest and oldest families. A paraître dans *Stochastic Process. Appl.*, doi : 10.1016/J.SPA.2012.11.013 (2013).

Actes de colloques internationaux à comité de lecture

- [P22] Champagnat, N., Ferrière, R., Méléard, S. Individual-based probabilistic models of adaptive evolution and various scaling approximations. In : *Seminar on Stochastic Analysis, Random Fields and Applications V, Centro Stefano Franscini, Ascona, May 2005*, Eds. R.C. Dalang, M. Dozzi and F. Russo, *Progress in Probability* vol. **59**, Birkhäuser, pp. 75–114 (2008).
- [P23] Champagnat, N., Lambert, A. Adaptive dynamics in logistic branching population. *Banach Center Publ.*, vol. **80**, Polish Acad. Sci., pp. 235–244 (2008).

Chapitre d’ouvrage à comité de lecture

- [P24] Bossy, M., Champagnat, N. Markov processes and parabolic partial differential equations. *Encyclopedia of Quantitative Finance*, Wiley (2010).

Présentation du manuscrit

Ce mémoire propose une synthèse de mes travaux de recherche depuis ma soutenance de thèse en décembre 2004. Mes travaux de thèse ne seront pas décrits dans ce document, excepté [P5] qui sert de base à plusieurs autres travaux effectués depuis. Aucune mention ne sera donc faite de mes travaux [P3] et [P10], bien que les résultats du dernier de ces articles aient été substantiellement améliorés par rapport à la version présentée dans ma thèse.

Il ne sera également fait aucune mention de l'article [P24], qui est un article introductif sur le lien entre EDP et processus stochastiques en finance, et des articles [P8] et [P16] par manque de place et parce qu'ils ne s'inscrivent pas dans les grands thèmes qui réunissent mes autres travaux. L'article [P8] étudie les processus de Dawson-Watanabe multitypes et leurs masses (processus de Feller multitypes) conditionnés à la non-extinction. L'article [P16] étudie une méthode probabiliste de moindres carrés pour le calcul des distributions de charge dans une bio-molécule.

Ainsi que le titre de ce mémoire tente de l'exprimer, mes travaux ont porté sur des thèmes mathématiques touchant aux probabilités, aux équations aux dérivées partielles et aux systèmes dynamiques déterministes, et sur des thèmes d'applications allant des dynamiques de populations (englobant la biologie de l'évolution, l'écologie et la génétique des populations) à la dynamique moléculaire, en passant par les mathématiques financières même s'il n'en sera pas question ici. Ce document est divisé en cinq chapitres de longueurs inégales et de thèmes variés. Chacun commence par une introduction avec une bibliographie détaillée sur le thème abordé, et se termine par une description des perspectives qui font suite aux travaux présentés. Voici une brève présentation de leur contenu.

La plus grande partie de mes travaux a porté sur des approches probabilistes pour la dynamique adaptative [P2, P3, P5, P6, P13, P14, P19, P23], présentées dans le chapitre 1. Une grande partie de ces travaux étudie diverses limites d'échelle dans divers processus stochastiques à valeurs mesures modélisant une dynamique de population au niveau individuel dans un espace de types, ou traits (modèles individu-centrés, décrits dans la section 1.2). Ces limites d'échelle visent à décrire l'évolution à long terme de la population comme des masses de Dirac qui se déplacent dans l'espace de types (sections 1.4.1 et 1.6.1). Cette dynamique simplifiée permet ensuite de décrire une dynamique adaptative dans l'espace des traits sous forme d'équation différentielle ordinaire (section 1.4.2) ou stochastique (section 1.6.2), et d'obtenir un critère pour un phénomène de diversification fondamental en biologie, appelé le *branchement évolutif* (section 1.4.3). Des résultats originaux sur le comportement en temps long de certains systèmes dynamiques, décrits dans la section 1.3, sont cruciaux pour faire aboutir la méthode. Certaines conséquences spectrales sur les

processus de naissance et de mort neutres en dimension 2 sont étudiées dans la section 1.7.

La section 1.5 du chapitre 1 décrit l'article [P15] sur l'approche EDP en dynamique adaptative. Il s'agit là aussi d'appliquer une limite d'échelle visant à faire converger la solution de l'EDP vers une somme de masses de Dirac, décrite par une équation de Hamilton-Jacobi avec contrainte pour laquelle nous obtenons une forme fermée.

Le chapitre 2 porte sur mes travaux en modélisation en écologie [P4, P7, P9, P18, P22]. La section 2.2 s'intéresse à diverses limites d'échelle appliquées à des modèles individu-centrés d'évolution dans un espace de traits, qui permettent de donner une interprétation microscopique de plusieurs EDP classiques en génétique quantitative, et d'introduire de nouveaux modèles macroscopiques de type superprocessus. La section 2.3 porte sur l'étude de modèles individu-centrés dans un espace de trait et un espace physique, et sur leurs liens avec des EDP avec interaction locale en espace, mais non-locale en trait. Enfin, des modèles de plantes clonales, qui se développent en réseau et consomment des ressources continues en espace, font l'objet de la section 2.4. Le lien entre ces modèles et des EDP sur la densité de population est également étudié.

Mes travaux [P17, P20, P21] portant sur la génétique des populations dans des processus de branchement généraux sont décrits dans le chapitre 3. La dynamique de la population est représentée par un *splitting tree*, processus de branchement général où chaque individu se reproduit et meurt indépendamment des autres, où les naissances sont poissonniennes, mais où les durées de vie ne sont pas nécessairement de loi exponentielle. Sur cette dynamique de population se superposent des mutations avec une infinité d'allèles se produisant de façon poissonnienne pendant la durée de vie des individus. L'étude du spectre de fréquence espéré fait l'objet de la section 3.2, et l'étude du comportement en temps grand de la taille des plus grandes familles alléliques et de l'âge des plus anciennes familles alléliques fait l'objet de la section 3.3.

Le chapitre 4 décrit les contributions [P1, P12] à l'étude de l'existence et l'unicité pour des équations différentielles ordinaires générales hamiltoniennes dans des champs de forces n'admettant pas de dérivée (section 4.2), et à l'étude de l'existence forte et l'unicité trajectorielle pour des équations différentielles stochastiques générales à coefficients irréguliers (section 4.3).

Enfin, le chapitre 5 décrit les contributions de l'article [P11] sur l'interprétation probabiliste des opérateurs sous forme divergence à coefficients constants par morceaux en dimension quelconque et les méthodes numériques associées, avec une application à la résolution par méthode de Monte-Carlo de l'équation de Poisson-Boltzmann de la dynamique moléculaire (section 5.2).

Regroupons pour finir quelques abréviations utilisées dans l'ensemble du document :

EDO Équation différentielle ordinaire ;

EDP Équation aux dérivées partielles ;

EDS Équation différentielle stochastique.

On adopte également les notations françaises $[a, b]$ pour l'intervalle fermé entre a et $b \geq a$ dans \mathbb{R} , $]a, b[$ pour l'intervalle ouvert, $\mathbb{N} = \{0, 1, 2, \dots\}$, $\mathbb{N}^* = \{1, 2, \dots\}$, $\mathbb{R}_+ = [0, +\infty[$ et $\mathbb{R}_+^* =]0, +\infty[$.

Chapitre 1

Approches probabilistes et déterministes en dynamique adaptative

1.1 Introduction aux dynamiques adaptatives

Depuis une vingtaine d'années, une branche de la biologie de l'évolution a reçu un important développement. Il s'agit de la théorie des *dynamiques adaptatives*, qui prend ses racines dans [154, 257, 237] et dont l'idée de base est d'examiner les interactions entre écologie (étude des interactions entre les individus et le milieu biotique ou abiotique qui les entoure, dont ils font eux-même partie) et évolution (modification des espèces vivantes au cours des générations par reproduction, mutations et sélection naturelle). L'écologie joue clairement un rôle crucial pour la sélection, qui résulte des interactions des différents types d'individus d'une espèce avec leur environnement. Bien que le rapprochement de ces deux branches de la biologie ne soit pas une idée nouvelle, la théorie des dynamiques adaptatives a connu un succès important car elle propose des outils s'adaptant à une grande variété de situations écologiques (interactions compétitives ou mutualistes entre individus ou espèces ; interactions proie-prédateurs, hôte-parasites, plantes-insectes, insectes sociaux ; cycles de vie annuels ou avec recouvrement de générations, etc.).

L'idée principale des dynamiques adaptatives consiste à construire un paysage de **fitness d'invasion** (ou simplement *fitness*) qui mesure la valeur sélective d'un individu donné dans un environnement donné incluant la population considérée elle-même. Cet individu peut être n'importe quel individu mutant (fictif) pouvant naître dans la population à l'instant considéré. La manière de construire ce paysage de fitness dépend du contexte écologique [257]. Par exemple dans les modèles markoviens homogènes en temps continu que nous allons étudier ci-dessous, il s'agit du taux de croissance (taux de naissance moins taux de mort) instantané de l'individu considéré dans l'environnement considéré. Si l'on suppose en plus que la population constituant l'environnement est dans un état stationnaire, alors on peut considérer que la fitness d'un individu mutant donné dans cette population gouverne la possibilité d'invasion (ou au moins de croissance initiale) des descendants de ce mutant dans la population. Sous certaines hypothèses biologiques, notamment de grande population et de

mutations rares, ce paysage de fitness permet de décrire la succession d'invasions de mutants et les états stationnaires successifs de la population.

Historiquement, cette idée a d'abord été utilisée dans un contexte de théorie des jeux dans [154], où les auteurs étudient les invasions successives de stratégies écologiques. Ils ont notamment étudié l'influence de la densité-dépendance (c'est-à-dire la dépendance des paramètres écologiques, comme les taux de naissance et de mort, par rapport à la densité de la population et des sous-populations de types différents qui la constituent) sur la fitness, afin d'étudier les transitions d'états où une seule stratégie subsiste vers des états de coexistence de stratégies différentes. Ils ont également proposé une EDO qui approche l'évolution des stratégies dominantes dans la population. L'idée de déduire le comportement évolutif global d'un système écologique à partir des possibilités d'invasions locales de mutants a été également exploitée dans [237] dans un contexte d'interaction proie-prédateur. L'idée de coévolution du paysage de fitness avec la population, exploitée plus tard dans [256, 254], est également présente dans cet article.

L'article véritablement fondateur des dynamiques adaptatives est [256] (voir aussi [130, 129]), qui fait la synthèse entre [154] et [257]. Ce travail utilise des modèles plus riches et ajoute un aspect dynamique à l'approche de la théorie des jeux. Il précise les hypothèses biologiques nécessaires à cette étude, dont la principale est une hypothèse de mutations rares impliquant une *séparation d'échelles de temps* entre les mutations et les interactions écologiques et permettant de décrire successivement l'effet de chaque invasion d'un trait mutant sur l'état de la population. L'article [256] décrit également de façon détaillée le phénomène de diversification décrit dans [154]. Ce phénomène, où les pressions de sélection poussent une population initialement concentrée autour d'un seul type dominant à se diviser en deux sous-populations de types dominants différents en interaction, a reçu le nom de **branchement évolutif**. Le résultat le plus marquant de [256] est l'identification des points de l'espace des types où le branchement évolutif est susceptible de se produire — les *singularités évolutives* — et un critère de branchement évolutif portant sur les dérivées de la fonction de fitness en ces points. Plus généralement, les propriétés des singularités évolutives (attracteur évolutif, types non-envahissables aussi appelés *evolutionary stable strategies* ou ESS, point de branchement, etc.) sont caractérisées en fonction des dérivées de la fonction de fitness.

Un autre outil complète la panoplie d'analyse des dynamiques adaptatives, appelé **l'équation canonique de la dynamique adaptative** [80]. Il s'agit d'une EDO approchant la dynamique du type dominant dans la population avant un instant de branchement évolutif. Cette EDO comporte un terme décrivant l'effet des mutations, et un terme de gradient de fitness décrivant la sélection, qui pousse la population à accroître localement sa fitness.

Il existe de nombreuses références décrivant les différents outils en dynamique adaptative (voir notamment [82]). Ces outils sont utilisés par les modélisateurs en écologie et évolution pour analyser et prédire l'évolution de populations dans des contextes écologiques variés. Il n'est pas ici question de donner une liste exhaustive de références. Le lecteur peut se référer à la liste établie par E. Kisdi (<http://mathstat.helsinki.fi/~kisdi/addyn.htm>), dont la partie *applications* comporte près de 150 références.

Une raison importante du succès de la théorie de la dynamique adaptative tient au fait que le phénomène de diversification du branchement évolutif jette une nouvelle lumière sur la question biologique fondamentale de l'origine des espèces. En effet, le scénario de spéciation le plus communément admis suppose qu'une espèce se trouve divisée en deux sous-populations séparées géographiquement (par exemple suite à l'apparition d'une barrière géographique ou à la colonisation d'un nouvel habitat). On parle alors de *spéciation allopatrique*. Le scénario opposé de *spéciation sympatrique* suppose que l'isolement reproducteur a lieu sans séparation géographique, par divers mécanismes liés à la sélection naturelle (par exemple l'évolution de préférences reproductrices en fonction de traits sexuels, ou la sélection d'un désavantage sélectif des hybrides). Bien que décrit dans un contexte de reproduction asexuée, le branchement évolutif a été proposé comme un mécanisme pouvant être à l'origine d'une spéciation sympatrique [78, 182, 309, 340, 333]. De plus, les conditions sur les paramètres écologiques d'un modèle conduisant au branchement évolutif étant relativement peu contraignantes, il semble raisonnable de penser que ce phénomène puisse se produire fréquemment. Cependant, les hypothèses biologiques permettant de justifier les approximations des dynamiques adaptatives sont beaucoup discutées et ont conduit à de fortes controverses sur le lien entre le branchement évolutif et la spéciation sympatrique (voir [343] et la section 1.8.2).

Les outils de la théorie de la dynamique adaptative ont reçu de nombreux développements et extensions, parmi lesquelles nous pouvons citer l'étude de l'équation canonique lorsque l'espace des types est multidimensionnel et/ou le nombre de types coexistant dans la population est arbitraire (voir notamment [80, 213, 92, 214, P3, P6]), l'étude des dynamiques d'invasion d'un type mutant, afin notamment de définir la fitness d'invasion (voir par exemple [257, 110, 140, 274]) ou l'étude des dynamiques de sous-populations en interaction, afin notamment de déterminer si un type mutant remplace le type lui ayant donné naissance, s'ils coexistent, ou bien si le trait mutant, bien qu'invasif, s'éteint (voir par exemple [128, 127]), ou même si l'invasion du mutant conduit à l'extinction de la population (*evolutionary suicide* [141, 75, 109]).

En plus des précédents, un certain nombre de travaux ont cherché à étudier les fondements mathématiques de l'approche des dynamiques adaptatives, qui sont décrits de façon heuristique ou bien en termes de modèles approchés dans les articles fondateurs [256, 80]. En particulier, la justification mathématique du critère de branchement évolutif et d'une convergence vers l'équation canonique ont été abordés avec diverses approches. Le comportement stationnaire de modèles évolutifs de populations a été étudié par exemple dans [59, 139, 255, 352], et explicitement relié au critère de branchement évolutif dans [59, 352]. Cependant, le phénomène de branchement évolutif est par essence dynamique et un état stationnaire mono-type peut également résulter d'un branchement évolutif suivi de l'extinction d'une branche [131, 177, 179, 74]. À ce jour, deux approches mathématiques ont été utilisées pour étudier le branchement évolutif d'une façon dynamique. La première s'appuie sur des limites d'échelles appliquées à des modèles déterministes (EDP) [83, 15, 277, 14, 232, 260, P15] et sera présentée dans la section 1.5. La seconde s'appuie sur des limites d'échelles appliquées à des modèles stochastiques individu-centrés, c'est-à-dire décrivant chaque événement de naissance et de mort dans la population [249, 52, P2, P5, P6, P14], et fait l'objet de la section 1.4. Ces deux approches obtiennent un

modèle simplifié en appliquant une limite de “concentration” (Théorèmes 1.9 et 1.17), visant à remplacer les densités de population par des masses de Dirac concentrées sur un petit nombre de types. Bien que les deux approches semblent similaires, nous verrons qu’elles exploitent des idées différentes et donnent des modèles approchés qui, bien qu’ayant des comportements qualitatifs similaires, ont des différences notables en terme d’échelle de temps et de dynamique. En particulier, les équations canoniques obtenues par ces deux méthodes sont différentes.

Le reste du chapitre est dévolu à des résultats sur le comportement en temps long de systèmes déterministes de populations en compétition (section 1.3), à l’étude des dynamiques adaptatives en population finie (section 1.6), et à l’étude de propriétés spectrales de processus de naissance et de morts qui sont au cœur de l’analyse de la section 1.6 (section 1.7). Le chapitre se termine par diverses perspectives liées aux travaux présentés dans ce chapitre.

1.2 Modèle individu-centré

On considère une population asexuée finie dans laquelle les capacités de survie et de reproduction de chaque individu sont caractérisées par un vecteur de traits phénotypiques quantitatifs (c’est-à-dire, par opposition au génotype, des caractéristiques globales individuelles soumises à sélection, telles que la taille ou l’âge de l’individu à maturité, son taux d’absorption de certains nutriments, etc.). Par commodité, on parlera dans la suite simplement de *traits*.

L’évolution de ces individus résulte de trois mécanismes : *l’hérédité*, qui transmet les traits d’un parent à ses enfants (pour nous, il s’agira simplement d’hérédité clonale), *les mutations* qui introduisent de la variabilité dans les traits transmis, et *la sélection* qui résulte des interactions entre les individus et leur environnement, comprenant en particulier le reste de la population considérée.

Nous allons définir un modèle individu-centré — c’est-à-dire un modèle décrivant l’ensemble des événements de naissance, mort et mutations de chaque individu — de l’évolution de la population. Les interactions écologiques responsables de la sélection sont prises en compte dans de tels modèles par une *densité-dépendance*, c’est-à-dire une dépendance des paramètres individuels (taux de naissance et de mort) par rapport à la densité des différents traits dans la population. Le niveau de détail du modèle écologique peut conduire à une grande variété de modèles individu-centrés et de densité-dépendances (pour les modèles en évolution, on peut citer [256, 177, 81, 86, 117, 92, 249, P2, P4, P9, P14]; plus généralement en écologie, voir [262] et le chapitre 2). On peut par exemple considérer une dynamique couplée entre la population et des ressources communes (modèles de chimostat [P2]).

Nous avons choisi dans ce mémoire de présenter l’ensemble des résultats des chapitres 1 et 2 dans un cadre unique simple : celui de la densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive. Plus précisément, dans ce chapitre, nous considérons principalement le cas d’un opérateur de compétition positif. Il s’agit d’une extension du modèle de [194] et d’un cas particulier des modèles de [117, P4, P14]. Ce choix est motivé par les propriétés simples de comportement en temps long des systèmes dynamiques logistiques associés, présentées dans la section 1.3.

Ce choix nous conduit à modifier plusieurs énoncés et quelques preuves, dont

une a dû être réécrite en grande partie (théorème 1.17, section 1.5.2), mais permet de décrire l'ensemble des travaux des chapitres 1 et 2 dans un cadre unifié. À la fin de chaque section, quelques mots sont dits sur les autres hypothèses et modèles sur lesquels des résultats ont été obtenus dans mes publications.

1.2.1 Le modèle

Soit $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}^\ell$ l'espace des traits ($\ell \geq 1$), supposé *fermé* (mais pas nécessairement borné) dans toute la suite. On note \mathcal{M}_F l'espace des mesures positives finies sur \mathcal{X} , muni de la topologie de la convergence étroite, et \mathcal{M}_1 l'espace des mesures ponctuelles

$$\mathcal{M}^1 = \left\{ \sum_{i=1}^n \delta_{x_i} : n \geq 0, x_1, \dots, x_n \in \mathcal{X} \right\}.$$

On utilisera les notations habituelles $\langle \nu, f \rangle$ pour l'intégrale de la fonction mesurable bornée f sur \mathcal{X} par rapport à la mesure $\nu \in \mathcal{M}_F$, et $\text{Supp}(\nu)$ pour le support de ν .

On considère à tout instant $t \geq 0$ une population finie de N_t individus, chacun porteur d'un trait dans \mathcal{X} . On note x_1, \dots, x_{N_t} les valeurs de ces traits. Le modèle individu-centré est un processus de Markov de saut pur à valeurs dans l'espace \mathcal{M}^1 dont l'état au temps t est la mesure

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{x_i}.$$

Pour tout $x, y \in \mathcal{X}$, on introduit les paramètres biologiques suivants :

$b(x) \in \mathbb{R}_+$ le taux de reproduction d'un individu de trait x . Un individu est supposé donner naissance à un seul individu à la fois.

$d(x) \in \mathbb{R}_+$ le taux de mort "naturelle" d'un individu de trait x .

$r(x) := b(x) - d(x)$ le taux de croissance "naturelle" du trait x .

$c(x, y) \in \mathbb{R}_+$ le noyau de compétition, représentant l'influence d'un individu de trait y sur la mortalité d'un individu de trait x .

$p(x)$ la probabilité de mutation lors d'une reproduction d'un individu de trait x .

$m(x, h)dh$ la loi de la différence entre le trait x et un trait mutant $x + h$ né d'un individu de trait x . Le support de cette mesure est contenu dans $\{z - x : z \in \mathcal{X}\}$.

Le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est un processus de Markov homogène dans \mathcal{M}^1 de générateur infinitésimal L où, pour toute fonction ϕ mesurable bornée sur \mathcal{M}^1 ,

$$\begin{aligned} L\phi(\nu) = & \int_{\mathcal{X}} (\phi(\nu + \delta_x) - \phi(\nu)) (1 - p(x))b(x) \nu(dx) \\ & + \int_{\mathcal{X}} \int_{\mathbb{R}^\ell} (\phi(\nu + \delta_{x+h}) - \phi(\nu)) p(x)b(x)m(x, h) dh \nu(dx) \\ & + \int_{\mathcal{X}} (\phi(\nu - \delta_x) - \phi(\nu)) \left(d(x) + \int_{\mathcal{X}} c(x, y)(\nu(dy) - \delta_x(dy)) \right) \nu(dx). \end{aligned} \quad (1.1)$$

Autrement dit, un individu de trait x dans la population ν_t donne naissance à un nouvel individu à taux $b(x)$ et meurt à taux

$$d(x) + \int c(x, y)(\nu_t(dy) - \delta_x(dy)) = d(x) - c(x, x) + \sum_{i=1}^{N_t} c(x, x_i), \quad (1.2)$$

indépendamment des autres individus. Le terme intégral correspond à la mortalité par compétition. La masse de Dirac dans ce terme l'intégrale rend compte du fait qu'un individu n'est pas en compétition avec lui-même. En particulier, lorsque $N_t = 1$, le taux de mort par compétition s'annule. En cas de naissance, avec probabilité $1 - p(x)$ le nouvel individu n'a pas subi de mutation et son trait est x . Sinon, son trait est $y = x + H$, où H est une v.a. de loi $m(x, h)dh$.

Nous aurons besoin des hypothèses suivantes.

Hypothèses 1.1 (bornes et régularité sur les paramètres)

1. Les fonctions b , c et d sont mesurables bornées, à valeurs positives ou nulles.
2. Pour tout $x \in \mathcal{X}$, $r(x) > 0$.
3. Il existe $D > 0$ et $\underline{c} > 0$ tels que $c(x, y) \geq \underline{c}$ pour tout $x, y \in \mathcal{X}$ tels que $|x - y| \leq D$.
4. Il existe une fonction \bar{m} dans $L^1(\mathbb{R}^\ell)$ telle que pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $h \in \mathbb{R}^\ell$, $m(x, h) \leq \bar{m}(h)$.

Hypothèses 1.2 (symétrie et positivité de l'opérateur de compétition)

1. Il existe une fonction $\gamma : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ telle que $\gamma(y)c(x, y) = \gamma(x)c(y, x)$ pour tout $x, y \in \mathcal{X}$.
2. Pour toute mesure μ sur \mathcal{X} signée, non nulle, finie et de support compact,

$$\int_{\mathcal{X}} \int_{\mathcal{X}} c(x, y) \gamma(y) \mu(dx) \mu(dy) > 0.$$

Sous les hypothèses 1.1 et si la condition initiale ν_0 a suffisamment de moments finis, l'existence de $(\nu_t, t \geq 0)$, son unicité en loi, la décomposition en semi-martingales des processus du type $\langle \nu_t, f \rangle$, et la construction de $(\nu_t, t \geq 0)$ comme solution d'une équation différentielle stochastique dirigée par des mesures ponctuelles de Poisson, sont obtenues dans [117] (voir aussi [P9]).

La seconde hypothèse provient de [166, 292, P13]. Elle est assez restrictive, mais nous permettra d'obtenir des énoncés simples dans la suite de ce chapitre. Voici deux exemples de noyaux de compétition pour lesquels elle est vraie.

Proposition 1.3 (exemples d'opérateurs de compétition positifs)

- (i) Soient $\gamma : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ et $\alpha : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ mesurables bornées, π une mesure positive sur \mathbb{R}^ℓ , symétrique par rapport à 0, dont le support est d'intérieur non vide, et telle que sa transformée de Fourier $\hat{\pi}$ satisfait $\mathcal{R}(\hat{\pi}(x)) > 0$ pour tout $x \in \mathbb{R}^\ell$, où $\mathcal{R}(\cdot)$ est la fonction partie réelle sur \mathbb{C} . Alors le noyau de compétition

$$c(x, y) = \gamma(x)\alpha(x)\alpha(y)\mathcal{R}(\hat{\pi}(x - y)) \quad (1.3)$$

satisfait l'hypothèse 1.2.

- (ii) Soient $\gamma : \mathcal{X} \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ mesurable bornée, π une mesure positive finie non nulle sur un espace mesurable (E, \mathcal{E}) et $K : \mathcal{X} \times E \rightarrow \mathbb{R}_+^*$ mesurable bornée telle que la famille de fonctions $(K(\cdot, z))_{z \in E}$ est π -libre, c'est-à-dire qu'il n'existe pas de mesure μ sur \mathcal{X} signée finie non nulle telle que $\int_{\mathcal{X}} K(x, z) \mu(dx) = 0$ pour tout z dans le support de π . Alors le noyau de compétition

$$c(x, y) = \gamma(x) \int_E K(x, z) K(y, z) \pi(dz)$$

satisfait l'hypothèse 1.2.

Bien entendu, toute combinaison linéaire de fonctions comme dans (i) et/ou (ii) avec la même fonction γ satisfait également l'hypothèse 1.2. De nombreux exemples de fonctions π comme dans (i) sont donnés par la densité de tout vecteur infiniment divisible centré symétrique non dégénéré, par exemple de loi stable symétrique multivariée non dégénérée sur \mathbb{R}^ℓ (notamment de loi gaussienne centrée multivariée de matrice de covariance inversible), ou de loi de Laplace ou logistique centrée sur \mathbb{R} ... La famille $(x \mapsto e^{x \cdot z})_{z \in \mathbb{R}^\ell}$ est un exemple de famille π -libre pour toute mesure π sur \mathbb{R}^ℓ de support d'intérieur non-vide, puisque la fonction $z \mapsto \int_{\mathbb{R}^\ell} e^{z \cdot x} \mu(dx)$ est analytique pour toute mesure μ finie à support compact.

Preuve Les preuves des deux points sont similaires. Nous prouverons seulement (i). Il s'agit d'une extension de propriétés classiques de noyaux de type positif [322]. La propriété de symétrie de la fonction $\gamma(y)c(x, y)$ découle de la symétrie de la mesure π par rapport à 0. Soit μ une mesure signée non nulle de support compact sur \mathcal{X} . Alors

$$\int_{\mathcal{X}} \int_{\mathcal{X}} c(x, y) \gamma(y) \mu(dx) \mu(dy) = \int_{\mathbb{R}^\ell} \left| \int_{\mathcal{X}} \gamma(x) \alpha(x) e^{i\xi \cdot x} \mu(dx) \right|^2 \pi(d\xi) \geq 0.$$

Pour montrer que cette quantité est non nulle, remarquons que

$$\int_{\mathcal{X}} \gamma(x) \alpha(x) e^{i\xi \cdot x} \mu(dx)$$

est la transformée de Fourier de la mesure signée finie non nulle de support compact $\gamma(x) \alpha(x) \mu(dx) \mathbb{1}_{x \in \mathcal{X}}$. C'est donc une fonction non nulle analytique dans \mathbb{R}^ℓ , qui ne peut pas être nulle sur le support de π , puisqu'il contient un ouvert non vide. \square

1.2.2 Exemple

Les paramètres suivants du modèle individu-centré sont adaptés d'un modèle classique [302, p.534-536] de compétition locale (en trait) entre individus pour un continuum de ressources d'abondances inhomogènes (penser par exemple aux tailles de becs des pinsons de Darwin, et aux tailles des graines disponibles dans l'environnement). Ce modèle a été étudié dans le contexte des dynamiques adaptatives dans [78].

On considère les paramètres

$$\begin{aligned} \mathcal{X} &= [-2, 2], \quad d(x) \equiv 0, \quad p(x) \equiv p, \\ b(x) &= \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma_b^2}\right), \quad c(x, y) = \frac{1}{K} \exp\left(-\frac{(x-y)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right). \end{aligned} \quad (1.4)$$

On suppose également que la loi de mutation $m(x, h)dh$ est une gaussienne centrée de

variance σ^2 , conditionnée à ce que le trait mutant $x + h$ soit dans \mathcal{X} . Ces paramètres satisfont les hypothèses 1.2 d'après la proposition 1.3. Comme nous le verrons en section 2.2, le paramètre K permet de contrôler la compétition maximale entre individus, et donc la taille de la population, qui est d'ordre K . Les simulations sont réalisées par acceptation-rejet, qui permet ici une simulation exacte.

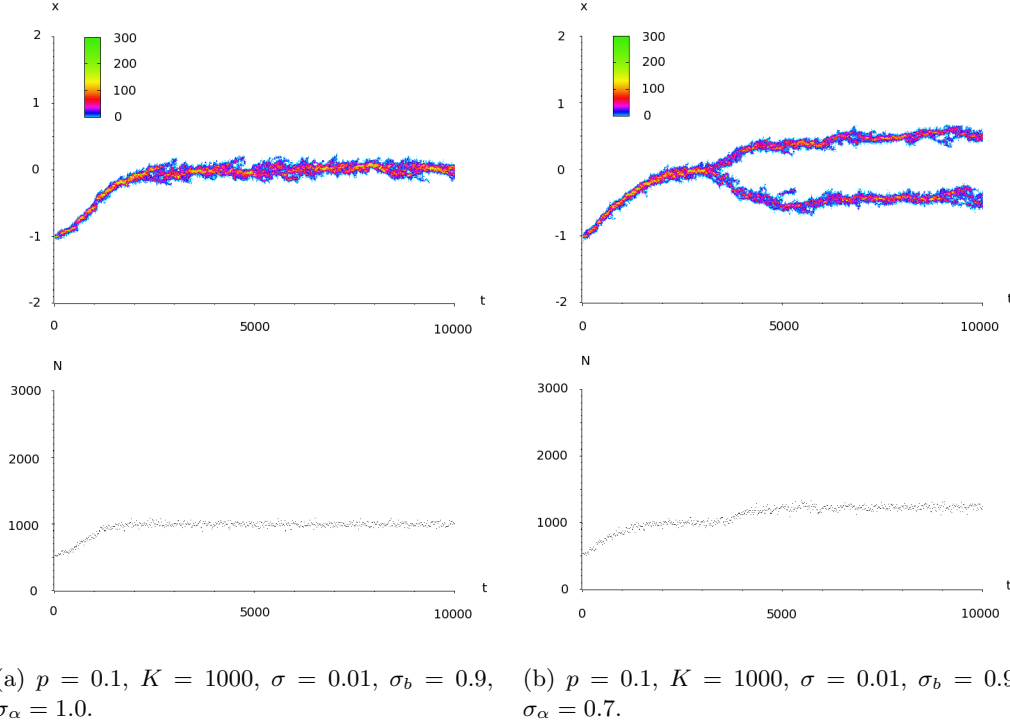


FIGURE 1.1 – Simulations numériques de la distribution de traits dans la population (courbes du haut) et du nombre d'individus (courbes du bas) dans le modèle individu-centré de paramètres (1.4). La population initiale est composée de K individus de même trait -1.0 .

Dans ce modèle, le trait $x = 0$ est optimal pour le taux de croissance, mais la compétition locale entre traits peut conduire à une séparation de la population en sous-populations éloignées du trait optimal (voir fig. 1.1 (b)). Cette transition d'une population essentiellement monotype à plusieurs sous-populations de traits distincts en compétition s'appelle *branchement évolutif* (voir fig. 1.1 (b)). Comme on le verra en section 1.4.3, la possibilité de branchement évolutif est gouverné par le signe de $\sigma_b - \sigma_\alpha$. S'il est positif, la compétition est trop forte localement pour permettre une stabilisation de la population autour du trait $x = 0$. Dans le cas contraire, le bénéfice en terme de taux de croissance en $x = 0$ est suffisant pour stabiliser la population.

1.3 Comportement en temps long de systèmes de Lotka-Volterra compétitifs [P13]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P13] en collaboration avec P.-E. Jabin et G. Raoul.

Afin d'analyser le phénomène de branchement évolutif dans la section suivante, nous énonçons ici quelques résultats sur les systèmes d'EDO déterministes de Lotka-Volterra compétitifs. Ces équations décrivent la dynamique temporelle des densités de population d'un nombre fini de traits dans la limite de grande population et en l'absence de mutations (voir section 2.2).

Soit $k \geq 1$ et $x_1, \dots, x_k \in \mathcal{X}$ des traits distincts. Dans la suite de ce chapitre, nous adopterons la convention que les lettres grasses minuscules désignent des vecteurs réels. Ainsi, \mathbf{x} désigne le vecteur (x_1, \dots, x_k) . Considérons le système d'EDO

$$\frac{d}{dt}u_i(t) = \left(r(x_i) - \sum_{j=1}^k c(x_i, x_j)u_j(t) \right) u_i(t), \quad i = 1, \dots, k, \quad (1.5)$$

avec des conditions initiales $u_i(0) \geq 0$ données. Il s'agit d'un système de Lotka-Volterra dans \mathbb{R}^k , compétitif au sens de [153] (les $c(x_i, x_j)$ sont positifs).

Proposition 1.4 *Supposons que les hypothèses 1.1.2 et 1.2 sont satisfaites. Alors il existe un unique $\bar{\mathbf{u}} = (\bar{u}_1, \dots, \bar{u}_k) \in \mathbb{R}_+^k \setminus \{0\}$ tel que pour toute solution $\mathbf{u}(t) = (u_1(t), \dots, u_k(t))$ au système (1.5) de condition initiale $u_i(0) > 0$ pour tout $i = 1, \dots, k$,*

$$\mathbf{u}(t) \rightarrow \bar{\mathbf{u}}, \quad \text{quand } t \rightarrow +\infty.$$

De plus, $\bar{\mathbf{u}}$ est le seul équilibre de (1.5) satisfaisant : pour tout $i = 1, \dots, k$ tel que $\bar{u}_i = 0$,

$$r(x_i) - \sum_{j=1}^k c(x_i, x_j)\bar{u}_j \leq 0.$$

Ce résultat permet d'associer un unique équilibre à chaque famille finie de traits distincts, qui est globalement asymptotiquement stable pour le système (1.5) (au sens où toute solution non triviale, c'est-à-dire avec vecteur de données initiales de composantes toutes non nulles, converge vers cet équilibre). On notera $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x})$ le vecteur $\bar{\mathbf{u}}$ de la proposition, où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_k)$. Nous utiliserons également la notation (\mathbf{x}, y) , où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_k)$, pour le vecteur (x_1, \dots, x_k, y) .

Définition 1.5 (coexistence et fitness)

- (i) *On dit que les traits x_1, \dots, x_k distincts coexistent si $\bar{\mathbf{u}}(x_1, \dots, x_k) \in (\mathbb{R}_+^*)^k$.*
- (ii) *Pour x_1, \dots, x_k distincts et $y \in \mathcal{X}$, on appelle fitness d'invasion ou plus simplement fitness du trait y dans la population (à l'équilibre) de traits x_1, \dots, x_k*

$$f(y; x_1, \dots, x_k) = f(y; \mathbf{x}) = r(y) - \sum_{i=1}^k c(y, x_i)\bar{u}_i(\mathbf{x}). \quad (1.6)$$

Remarquons que d'après la proposition 1.4, il existe un équilibre non trivial à (1.5) si et seulement si les traits x_1, \dots, x_k coexistent, et que nécessairement l'équilibre non trivial est alors globalement asymptotiquement stable. D'autre part, le signe de

la fitness d'invasion gouverne le critère de stabilité linéaire de l'équilibre $(\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x}), 0) := (\bar{u}_1(\mathbf{x}), \dots, \bar{u}_k(\mathbf{x}), 0)$ du système de Lotka-Volterra associé aux traits x_1, \dots, x_k, y

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} u_i(t) = \left(r(x_i) - \sum_{j=1}^k c(x_i, x_j) u_j(t) - c(x_i, y) u_{k+1}(t) \right) u_i(t), & 1 \leq i \leq k, \\ \frac{d}{dt} u_{k+1}(t) = \left(r(y) - \sum_{j=1}^k c(y, x_j) u_j(t) - c(y, y) u_{k+1}(t) \right) u_{k+1}(t). \end{cases}$$

Plus précisément, on déduit facilement de la proposition 1.4 que $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x}, y) = (\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x}), 0)$ si et seulement si $f(y; \mathbf{x}) \leq 0$.

Extensions traitées dans [P13]

Même si nous n'avons pas trouvé le résultat de la proposition 1.4 écrit sous cette forme précise dans la littérature, l'idée générale en est bien connue depuis longtemps [234]. Cette idée avait également été exploitée dans [166] pour un modèle avec un continuum de traits. La proposition 1.4 se démontre grâce à la fonction de Lyapunov

$$L(\mathbf{u}) = \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^k c(x_i, x_j) u_i u_j - \sum_{i=1}^k r(x_i) u_i.$$

Ce n'est donc pas un résultat original. En revanche, nous l'obtenons dans [P13] comme corollaire d'un résultat similaire portant sur des systèmes plus généraux. Nous avons également obtenu dans [P13] un résultat original sur le comportement asymptotique de systèmes d'EDO de type chémostat avec un nombre fini quelconque d'espèces et de ressources, en construisant une fonction de Lyapunov adaptée (voir également [P2, Thm 3.2]). Pour une introduction aux modèles déterministe de chémostat, nous renvoyons à la référence [315].

1.4 Limites de mutations rares, grande population et petites mutations [P2, P5, P14]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P5], de la publication [P14] en collaboration avec Sylvie Méléard et de la prépublication [P2] en collaboration avec Pierre-Emmanuel Jabin et Sylvie Méléard.

Notre premier but (section 1.4.1) est de présenter un résultat de “concentration” sur le modèle individu-centré, c'est-à-dire assurant la convergence du processus $(\nu_t, t \geq 0)$ sur l'échelle de temps des mutations (rares) vers un processus à valeurs dans les sommes finies de masses de Dirac. Pour cela, nous allons combiner une limite de mutations rares permettant de séparer les événements de mutations sur une échelle de temps longue, et une limite de grande population permettant d'étudier la compétition entre traits entre deux mutations sur une échelle de temps plus courte.

Dans un second temps, nous appliquerons une limite de petites mutations au processus de saut ainsi obtenu afin de décrire le phénomène de branchement évolutif comme une phase d'approche de points particuliers de l'espace des traits appelés *singularités évolutives* (sections 1.4.2) suivie d'une phase de branchement évolutif lorsque la singularité évolutive atteinte satisfait un critère précis (section 1.4.3). Le principe biologique de cette étude a été proposé en premier dans [256].

Afin de pouvoir appliquer ces asymptotiques, introduisons trois paramètres :

1. $K > 0$ le paramètre d'échelle de la taille de la population ;
2. $\mu \in]0, 1]$ le paramètre d'échelle de la probabilité de mutations ;
3. $\sigma \in]0, 1]$ le paramètre d'échelle de la taille des mutations.

Nous rassemblons maintenant toutes les hypothèses utilisées dans cette section.

Hypothèses 1.6 (processus renormalisé)

1. Pour tout $\sigma \in]0, 1]$, la mesure de probabilité $m_\sigma(x, h)dh := \frac{1}{\sigma^\ell} m(x, \frac{h}{\sigma})dh$ a son support inclu dans $\mathcal{X} - x := \{y - x : y \in \mathcal{X}\}$ (vrai par exemple si \mathcal{X} est convexe ou si le support de $m(x, h)$ est convexe).
2. Pour tout $K > 0$, $\mu, \sigma \in]0, 1]$, on pose

$$\nu_t^{K, \mu, \sigma} = \frac{1}{K} \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme dans la section 1.2.1 avec les nouveaux paramètres $b_{K, \mu, \sigma} := b$, $d_{K, \mu, \sigma} := d$, $c_{K, \mu, \sigma} := \frac{1}{K}c$, $p_{K, \mu, \sigma} := \mu p$ et $m_{K, \mu, \sigma} := m_\sigma$.

Hypothèse 1.7 (hyperbolicité des équilibres des systèmes de Lotka-Volterra)

Pour tout x_1, \dots, x_k qui coexistent, pour Lebesgue-presque tout trait $x_{k+1} \in \mathcal{X}$, pour tout $i = 1, \dots, k+1$ tel que $\bar{u}_i(\mathbf{x}) = 0$,

$$r(x_i) - \sum_{j=1}^{k+1} c(x_i, x_j) \bar{u}_j(\mathbf{x}) \neq 0,$$

où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_{k+1})$. En particulier, pour presque tout $x_{k+1} \in \mathcal{X}$,

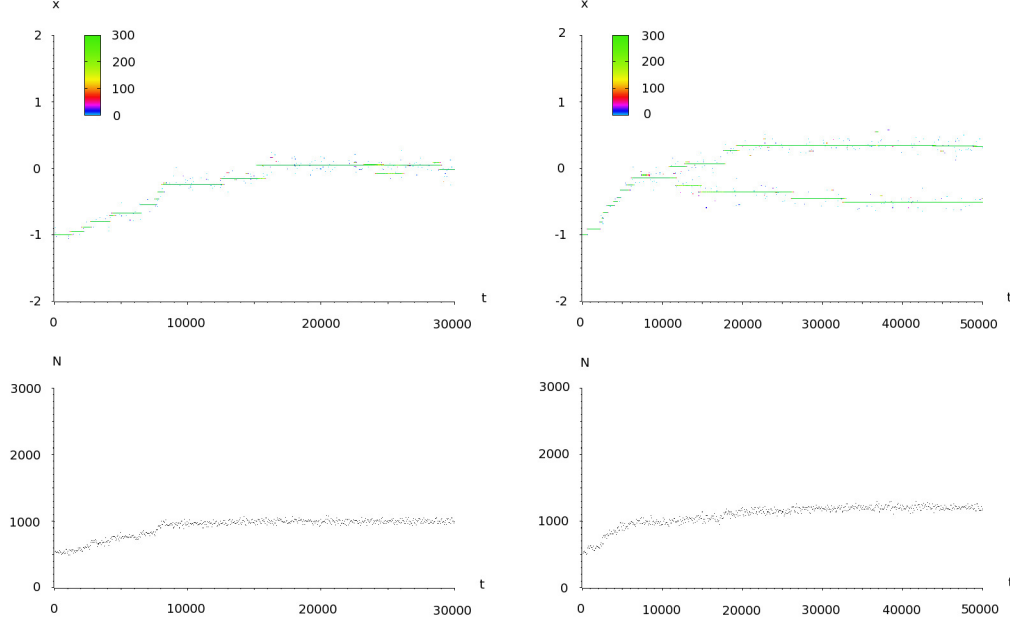
$$f(x_{k+1}; x_1, \dots, x_k) \neq 0.$$

Hypothèses 1.8 (régularité et non-dégénérescence des coefficients)

1. On suppose $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}$ ($\ell = 1$).
2. Les fonctions b et d sont \mathcal{C}^3 sur \mathcal{X} et la fonction c est \mathcal{C}^4 sur \mathcal{X}^2 .
3. La fonction $(x, h) \mapsto m(x, h)$ est Lipschitz sur $\mathcal{X} \times \mathbb{R}^\ell$, il existe un compact $A \subset \mathbb{R}^\ell$ tel que $m(x, h) = 0$ pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $h \notin A$ et, pour tout x dans l'intérieur de \mathcal{X} , $\int_{\mathbb{R}_-} m(x, h)dh > 0$ et $\int_{\mathbb{R}_+} m(x, h)dh > 0$.

Lorsque μ et σ sont fixés, le paramètre K correspond à une limite de grande population pour le processus $\nu^{K, \mu, \sigma}$ qui conduit à une limite déterministe de type EDP (voir le théorème 2.5 de la section 2.2). Pour cette raison, on appellera *densité* du trait x dans la population $\nu_t^{K, \mu, \sigma}$ le nombre $\langle \nu_t^{K, \mu, \sigma}, \mathbb{1}_{\{x\}} \rangle$. Lorsque $\mu \equiv 0$ et que la mesure initiale a pour support $\{x_1, \dots, x_k\}$, on obtient une dynamique limite à valeurs mesures dont le support est $\{x_1, \dots, x_k\}$ et dont la masse de $\{x_i\}$ est donnée par la densité $u_i(t)$ solution du système de Lotka-Volterra (1.5).

La fig. 1.2 illustre l'asymptotique de grande population et de mutations rares employée dans la suite. Les densités de population observées dans la fig. 1.1 sont



(a) $p(x) = 1$, $K = 1000$, $\mu = 0.0001$, $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 1.0$. (b) $p(x) = 1$, $K = 1000$, $\mu = 0.0001$, $\sigma = 0.08$, $\sigma_b = 0.9$, $\sigma_\alpha = 0.7$.

FIGURE 1.2 – Simulation numérique de la distribution de traits dans la population (courbes du haut) et du nombre d'individus (courbes du bas) dans le modèle individu-centré de l'hypothèse 1.6. La population initiale est composée de K individus avec trait -1.0 .

remplacées par des masses de Dirac dont le support est constant par morceaux. Chaque saut correspond à l'invasion d'un trait mutant. Selon les cas, le trait mutant remplace le trait lui ayant donné naissance, ou bien ils coexistent. Le passage du support d'un point à deux points correspond au phénomène de branchement évolutif (fig. 1.2 (b)).

1.4.1 Convergence vers le PES (*polymorphic evolution sequence*)

Le résultat suivant montre que, sous une limite simultanée de mutations rares ($\mu \rightarrow 0$) et de grande population ($K \rightarrow +\infty$), le modèle individu-centré ($\nu_t^{K,\mu,\sigma}$, $t \geq 0$) converge sur l'échelle de temps des mutations $t/(K\mu)$ vers un processus de Markov de saut pur à valeurs dans l'espace des populations composées d'un nombre fini de traits à l'équilibre compétitif :

$$\mathcal{M}_0 := \left\{ \sum_{i=1}^k \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} : k \geq 1, x_1, \dots, x_k \in \mathcal{X} \text{ coexistent} \right\}.$$

Théorème 1.9 (convergence vers le PES)

Soit $\sigma \in]0, 1]$ fixé. Supposons que les hypothèses 1.1, 1.2, 1.6 et 1.7 sont satisfaites. Soit $x_1^0, \dots, x_k^0 \in \mathcal{X}$ qui coexistent. Supposons que $\nu_0^{K,\mu,\sigma} = \sum_{i=1}^k u_i^{K,\mu} \delta_{x_i^0}$ vérifie que,

pour tout $\varepsilon > 0$, il existe $M > 1$ tel que $\mathbb{P}(M^{-1} \leq u_i^{K,\mu} \leq M) \geq 1 - \varepsilon$. Supposons enfin que $K \rightarrow +\infty$ et $\mu \rightarrow 0$ de telle sorte que

$$\forall V > 0, \quad \log K \ll \frac{1}{K\mu} \ll \exp(VK). \quad (1.7)$$

Alors le processus $(\nu_{t/K\mu}^{K,\mu,\sigma}, t > 0)$ converge au sens des marginales fini-dimensionnelles sur \mathcal{M}_F vers le processus de Markov homogène $(\Lambda_t^\sigma, t > 0)$ de saut pur à valeurs dans \mathcal{M}_0 tel que $\Lambda_0^\sigma = \sum_{i=1}^k \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i}$ et qui saute de l'état $\nu = \sum_{i=1}^n \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} \in \mathcal{M}_0$ où $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)$ à l'état

$$\sum_{i=1}^n \bar{u}_i(\mathbf{x}, x_j + h) \delta_{x_i} + \bar{u}_{n+1}(\mathbf{x}, x_j + h) \delta_{x_j+h}$$

avec mesure de saut

$$p(x_j) b(x_j) \bar{u}_j(\mathbf{x}) \frac{[f(x_j + h; \mathbf{x})]_+}{b(x_j + h)} m_\sigma(x_j, h) dh \quad (1.8)$$

pour tout $i = 1, \dots, n$, où $[a]_+ = a \vee 0$ est la partie positive de $a \in \mathbb{R}$.

Le générateur infinitésimal du processus $(\Lambda_t^\sigma, t \geq 0)$ est donné par

$$\begin{aligned} \mathcal{L}\varphi \left(\sum_{i=1}^k \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} \right) &= \int_{\mathcal{X}} \sum_{j=1}^k p(x_j) b(x_j) \bar{u}_j(\mathbf{x}) \frac{[f(x_j + h; \mathbf{x})]_+}{b(x_j + h)} m_\sigma(x_j, h) \\ &\times \left[\varphi \left(\sum_{i=1}^k \bar{u}_i(\mathbf{x}, x_j + h) \delta_{x_i} + \bar{u}_{k+1}(\mathbf{x}, x_j + h) \delta_{x_j+h} \right) - \varphi \left(\sum_{i=1}^k \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i} \right) \right] dh \end{aligned}$$

pour tout fonction mesurable bornée φ sur \mathcal{M}_0 .

Le processus Λ^σ est appelé *polymorphic evolution sequence* (PES) dans [P2, P14], par extension du *trait substitution sequence* (TSS) introduit dans [256, Sect. 6.4, P5]. Remarquons que la convergence a lieu pour les processus définis sur l'intervalle de temps $]0, +\infty[$ puisque nous n'imposons pas la convergence en loi de la condition initiale.

Quelques indications de preuve

L'hypothèse (1.7) assure la séparation de trois échelles de temps : l'échelle de temps de la compétition ($\log K$), l'échelle de temps des mutations ($1/K\mu$), et l'échelle de temps de la sortie d'un voisinage d'un équilibre stable (e^{KV}), liée aux grandes déviations et problème de sortie de domaine [120, 72].

Le taux de transition (1.8) se factorise comme suit : $p(x_j) b(x_j) \bar{u}_j(\mathbf{x})$ est le taux de mutation d'un individu de trait x_j sur l'échelle de temps $t/K\mu$, $m_\sigma(x_j, h) dh$ est la loi de mutation et $[f(x_j + h; \mathbf{x})]_+ / b(x_j + h)$ est la probabilité d'invasion d'un mutant de trait $x_j + h$.

Le premier facteur s'obtient en montrant que la proposition 1.4 implique que, dans une populations avec les traits x_1, \dots, x_n de densité non nulle, le vecteur des densités de population converge vers $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x})$ sur une échelle de temps courte comparée

à l'échelle de temps des mutations, et qu'elle reste dans son voisinage en l'absence de mutations pendant une durée exponentielle en K . Le taux de mutations sur l'échelle de temps initiale est alors proche de $[K\bar{u}_j(\mathbf{x})] \times b(x_j) \times [\mu p(x_j)]$ où le premier facteur est (approximativement) le nombre d'individus porteurs du trait x_j , le second facteur est le taux de naissance par individu et le troisième facteur est la probabilité de mutation lors d'une telle naissance. Sur l'échelle de temps $t/K\mu$, on obtient donc un taux de mutation de $p(x_j)b(x_j)\bar{u}_j(\mathbf{x})$ dans la sous-population de trait x_j . Le trait mutant est alors donné par $y = x_j + H$, où H a pour loi $m_\sigma(x_j, h)dh$.

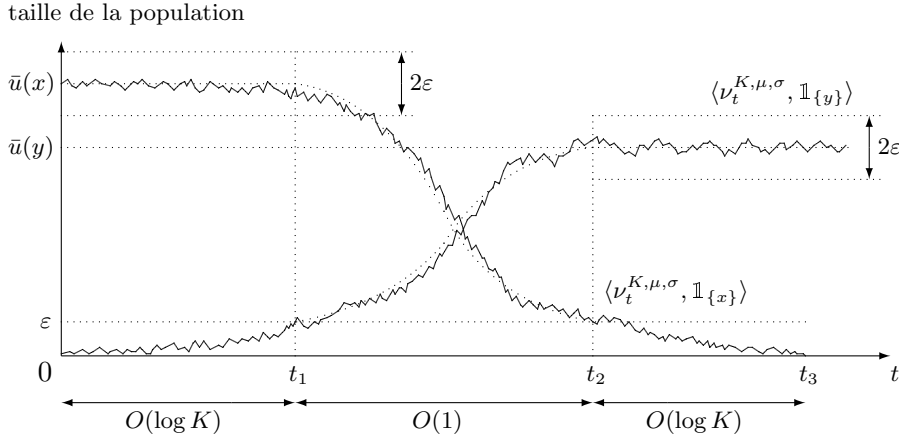


FIGURE 1.3 – Les trois étapes de l'invasion et de la fixation d'un trait mutant y dans une population monomorphe de trait x .

À l'instant où le trait mutant y apparaît (à l'instant $t = 0$ dans la fig. 1.3), sa densité dans la mesure $\nu^{K,\mu,\sigma}$ est de $1/K$. À l'aide de comparaisons entre le nombre d'individus de trait mutant et un processus de branchement en temps continu de taux de naissance par individu $b(y)$ et de taux de mort par individu $d(y) + \sum_{i=1}^k c(y, x_i)\bar{u}_i(\mathbf{x})$, on montre que la probabilité que la population mutante atteigne une densité $\varepsilon > 0$ fixée (à l'instant t_1 dans la fig. 1.3) est proche de $[f(y; \mathbf{x})]_+/b(y)$ et que la probabilité que la population mutante s'éteigne avant d'atteindre la densité ε est proche de $1 - [f(y; \mathbf{x})]_+/b(y)$. De plus ces deux événements ont lieu en un temps $O(\log K)$ avec grande probabilité.

Si la population mutante ne s'éteint pas, l'approximation des densités de chaque trait par la solution du système de Lotka-Volterra (1.5) et la proposition 1.4 permettent d'en déduire que les densités atteignent le ε -voisinage de $\bar{\mathbf{u}}(\mathbf{x}, y)$ en un temps $O(1)$ avec une probabilité proche de 1 (à l'instant t_2 dans la fig. 1.3).

La dernière étape consiste à utiliser de nouveau des comparaisons avec des processus de branchement afin de prouver que les traits x_j tels que $\bar{u}_j(\mathbf{x}, y) = 0$ s'éteignent effectivement en un temps $O(\log K)$ avec grande probabilité. Ici, l'hypothèse 1.7 est cruciale pour assurer que ces processus de branchement sont sous-critiques et s'éteignent donc presque sûrement même si le nombre initial (à l'instant t_2 dans la fig. 1.3) d'individus porteurs du trait x_j est d'ordre εK .

Mentionnons pour terminer que d'autres méthodes ont été développées récemment pour prouver le théorème 1.9 dans [138].

1.4.2 Équation canonique de la dynamique adaptative

L'approximation de la dynamique de population par le PES ($\Lambda_t^\sigma, t \geq 0$) permet d'étudier plus facilement le phénomène de branchement évolutif, puisqu'il s'interprète simplement comme la transition du PES d'une population monomorphe (support de cardinal 1) à une population dimorphe (support de cardinal 2). Afin de ramener l'étude de ce phénomène à des propriétés locales du PES, nous allons maintenant utiliser la limite des petites mutations $\sigma \rightarrow 0$. Nous verrons que cette analyse nécessite une condition supplémentaire pour caractériser le branchement évolutif : les deux traits composant la population doivent avoir tendance à s'écarter sans que l'une des deux sous-populations ne s'éteigne.

Nous supposons pour cette étude que l'espace des traits est mono-dimensionnel ($\ell = 1$). Les difficultés liées aux plus grandes dimensions seront discutées dans la section 1.8.

Définition 1.10 (singularités évolutives)

Supposons que les fonctions b, c et d sont \mathcal{C}^1 . Les points $x^ \in \mathcal{X}$ tels que $\partial_1 f(x^*; x^*) = 0$ sont appelés singularités évolutives, où ∂_1 désigne la dérivée partielle par rapport à la première variable. On note \mathcal{S} l'ensemble des singularités évolutives.*

Notre étude se déroule en deux étapes. Premièrement, caractériser l'approche des singularités évolutives ; la population reste monomorphe pendant cette phase. Deuxièmement, caractériser les singularités évolutives où se produit le branchement évolutif avec un critère explicite (section 1.4.3). Dans cette sous-section, nous étudions le premier problème.

Un rôle clé est joué par le fait que, si le temps de mutation, le trait mutant et l'invasion du trait mutant sont aléatoires, en revanche, la direction d'évolution dans le PES est déterministe. Elle est fixée par l'ensemble des traits y tels que $f(y; x) > 0$, lorsque le PES est dans l'état $\bar{u}(x)\delta_x$. Puisque, d'après (1.6), $f(x; x) = 0$ pour tout $x \in \mathcal{X}$, on voit qu'une seule direction d'évolution est possible localement en fonction du signe de $\partial_1 f(x; x)$, sauf lorsque cette dérivée s'annule.

Théorème 1.11 (l'équation canonique des dynamiques adaptatives)

Supposons que les hypothèses 1.1, 1.2, 1.6, 1.7 et 1.8 sont satisfaites. Supposons également que $\Lambda_0^\sigma = \bar{u}(x_0)\delta_{x_0}$ où $x_0 \in \mathcal{X} \setminus \mathcal{S}$. Soit τ^σ le premier instant où le PES ($\Lambda_t^\sigma, t \geq 0$) a un support de cardinal 2 ou plus. Soit également $x(t)$ solution de l'EDO

$$\frac{dx(t)}{dt} = p(x(t))\bar{u}(x(t)) \int_{\mathbb{R}} h[h\partial_1 f(x(t); x(t))]_+ m(x(t), h)dh \quad (1.9)$$

avec $x(0) = x_0$. Alors,

(i) Pour tout $T > 0$,

$$\lim_{\sigma \rightarrow 0} \mathbb{P}(\tau^\sigma > T/\sigma^2) = 1.$$

De plus, il existe $\sigma_0 > 0$ tel que, pour tout $\sigma < \sigma_0$, le processus $(\text{Supp}(\Lambda_t^\sigma), t \in [0, \tau^\sigma])$ est p.s. monotone sur chaque composante connexe de $\mathcal{X} \setminus \mathcal{S}$.

(ii) *Le processus $(\Lambda_{t/\sigma^2}^\sigma, t \geq 0)$ converge quand $\sigma \rightarrow 0$ pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F)$ vers le processus déterministe $(\bar{u}(x(t))\delta_{x(t)}, t \geq 0)$.*

L'équation (1.9) a été proposée pour la première fois dans [80]. Elle porte le nom d'*équation canonique des dynamiques adaptatives*.

Cette convergence repose sur le fait que, pour tout $t < \tau^\sigma$, $\Lambda_t^\sigma = \bar{u}(X_t^\sigma)\delta_{X_t^\sigma}$, où $(X_t^\sigma, t \geq 0)$, appelé TSS (*trait substitution sequence* [256, P5]), est un processus de Markov dans \mathcal{X} de saut pur de générateur infinitésimal

$$A^\sigma \varphi(x) = \int_{\mathbb{R}^l} (\varphi(x + \sigma h) - \varphi(x)) \frac{p(x)b(x)\bar{u}(x)[f(x + \sigma h; x)]_+}{b(x + \sigma h)} m(x, h) dh.$$

Un développement limité de $(1/\sigma^2)A^\sigma \varphi$ combiné à des arguments classiques de tension uniforme permet de conclure à la convergence du TSS vers l'équation canonique. La difficulté principale consiste à montrer que la coexistence n'a pas lieu en dehors de tout voisinage des singularités évolutives.

1.4.3 Critère de branchement évolutif

Pour un espace de traits mono-dimensionnel, sous l'hypothèse 1.8, toute solution de l'équation canonique (1.9) doit converger en temps grand soit vers une singularité évolutive, soit vers un point du bord $\partial\mathcal{X}$ de \mathcal{X} . Supposons que le trait initial x_0 dans le théorème 1.11 est tel que $x(t) \rightarrow x^*$ lorsque $t \rightarrow +\infty$, où x^* est une singularité évolutive. Alors le critère de stabilité linéaire de x^* pour l'EDO (1.9) doit être satisfait, c'est-à-dire

$$\partial_{11}f(x^*; x^*) + \partial_{12}f(x^*; x^*) \leq 0.$$

En utilisant la relation $f(x; x) = 0$ pour tout $x \in \mathcal{X}$, cette condition se reformule comme

$$\partial_{22}f(x^*; x^*) \geq \partial_{11}f(x^*; x^*).$$

Une fois que le PES a atteint le voisinage de x^* , les biologistes ont catalogué les différents comportements possibles de la dynamique d'invasion des mutants [256, 82]. Nous nous concentrerons ici uniquement sur le branchement évolutif en justifiant mathématiquement le critère posé dans [256, Section 3.2.5]. Nous commençons par définir la notion correcte de branchement évolutif.

Définition 1.12 (branchement évolutif)

Soit $\sigma > 0$ fixé et $x^* \in \mathcal{S}$. Pour tout $\eta > 0$, on dit qu'il y a η -branchement en x^* pour le PES Λ^σ si

1. Il existe $t_1 > 0$ tel que le support de $\Lambda_{t_1}^\sigma$ est composé d'un unique point qui appartient à l'intervalle $[x^* - \eta, x^* + \eta]$;
2. Il existe $t_2 > t_1$ tel que le support de $\Lambda_{t_2}^\sigma$ est composé de deux points exactement, distants d'au moins $\eta/2$;
3. Pour tout $t \in [t_1, t_2]$, le support de Λ_t^σ est toujours composé d'au plus deux points, inclus dans l'intervalle $[x^* - \eta, x^* + \eta]$.

Lorsqu'il y a η -branchement, l'intervalle de temps $[\tau_1^\eta, \tau_2^\eta]$ est appelé intervalle de η -branchement, où

$$\begin{aligned} \tau_1^\eta &= \inf\{t \geq 0 : \text{Supp}(\Lambda_t^\sigma) \subset [x^* - \eta, x^* + \eta]\} \\ \text{et } \tau_2^\eta &= \inf\{t \geq \tau_1 : \text{diam}(\text{Supp}(\Lambda_t^\sigma)) > \eta/2\}. \end{aligned} \quad (1.10)$$

Théorème 1.13 (critère de branchement évolutif)

Supposons que les hypothèses 1.1, 1.2, 1.6, 1.7 et 1.8 sont satisfaites. Supposons également que $\Lambda_0^\sigma = \bar{u}(x_0)\delta_{x_0}$ où $x_0 \in \mathcal{X}$ et que l'équation canonique des dynamiques adaptatives (1.9) converge en temps grand vers $x^* \notin \partial\mathcal{X}$ tel que

$$\partial_{11}f(x^*; x^*) < \partial_{22}f(x^*; x^*) \quad \text{et} \quad \partial_{11}f(x^*; x^*) + \partial_{22}f(x^*; x^*) \neq 0. \quad (1.11)$$

Alors, pour tout η suffisamment petit, il existe $\sigma_0 > 0$ tel que pour tout $\sigma < \sigma_0$:

- (i) Si $\partial_{11}f(x^*; x^*) > 0$, $\mathbb{P}(\eta\text{-branchement en } x^* \text{ pour } \Lambda^\sigma) = 1$. De plus, le support de Λ_t^σ a un diamètre p.s. croissant pendant l'intervalle de η -branchement. On dira dans ce cas qu'il y a branchement évolutif.
- (ii) Si $\partial_{11}f(x^*; x^*) < 0$, $\mathbb{P}(\eta\text{-branchement en } x^* \text{ pour } \Lambda^\sigma) = 0$. De plus,

$$\mathbb{P}\left(\forall t \geq \tau_1^\eta, \text{Card}(\text{Supp}(\Lambda_t^\sigma)) \leq 2 \text{ et } \text{Supp}(\Lambda_t^\sigma) \subset [x^* - \eta, x^* + \eta]\right) = 1,$$

où τ_1^η est défini dans (1.10).

En particulier, l'apparition de trois sous-populations de traits distincts est impossible au voisinage d'une singularité évolutive. En revanche, rien n'empêche la coexistence de trois traits après le branchement évolutif lorsque les traits des deux sous-populations se seront écartées. Notons également que rien n'empêche dans le cas (ii) la coexistence de deux traits. On peut facilement vérifier [P14, Prop. 4.10] que la coexistence de deux traits au voisinage de x^* est possible si et seulement si $\partial_{11}f(x^*; x^*) + \partial_{22}f(x^*; x^*) > 0$ (en excluant le cas $\partial_{11}f(x^*; x^*) + \partial_{22}f(x^*; x^*) = 0$, douteux). Ce qui caractérise le branchement évolutif est plutôt le fait qu'après la coexistence, les deux branches s'éloignent l'une de l'autre, comme spécifié dans la définition 1.12.

Ce résultat repose sur un développement limité des fonctions de fitness $f(y; x)$ et $f(z; x, y)$ au voisinage de x^* , combiné avec la caractérisation des équilibres $\bar{\mathbf{u}}(x, y)$ et $\bar{\mathbf{u}}(x, y, z)$ dans la proposition 1.4. L'hypothèse $\partial_{11}f(x^*; x^*) + \partial_{22}f(x^*; x^*) \neq 0$ est cruciale pour obtenir ce développement limité (voir [P14, Rk. 4.13]).

Retour à l'exemple de la section 1.2.2

Le résultat précédent donne un critère portant sur les dérivées de la fonction de fitness pour le branchement évolutif, qui peut s'exprimer explicitement en terme des paramètres de base du modèle individu-centré. Par exemple, pour les paramètres de la section 1.2.2,

$$f(y; x) = \exp\left(-\frac{y^2}{2\sigma_b^2}\right) - \exp\left(-\frac{(x-y)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right) \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma_b^2}\right).$$

On en déduit que la seule singularité évolutive est $x^* = 0$, et que $\partial_{11}f(0; 0) = \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_b^2}$ et $\partial_{22}f(0; 0) = \frac{1}{\sigma_\alpha^2} + \frac{1}{\sigma_b^2}$. Le critère de coexistence est donc toujours vérifié, et le théorème 1.13 montre qu'il y a p.s. branchement évolutif si $\sigma_\alpha < \sigma_b$, et qu'il n'y a pas branchement évolutif si $\sigma_\alpha > \sigma_b$. Ceci est cohérent avec la fig. 1.1.

1.4.4 Extensions traitées dans [P2, P3, P5, P14]

Les articles [P5] et [P14] se basent sur un modèle individu-centré avec densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive similaire à celui présenté, mais ne font pas l'hypothèse 1.2, cruciale pour obtenir la proposition 1.4. Il n'existe alors pas de résultat général sur le comportement en temps long des systèmes de Lotka-Volterra associés au modèle. L'article [P5] suppose que les paramètres sont tels qu'il n'y a jamais coexistence, et donc seuls interviennent dans le PES des systèmes de Lotka-Volterra compétitifs à un ou deux types, dont le comportement asymptotique est connu en toute généralité (voir par exemple [162]). En revanche, cette hypothèse est incompatible avec le branchement évolutif. L'article [P14] ne fait pas d'hypothèse supplémentaire, mais se base sur les résultats de [353] sur le comportement en temps long de systèmes de Lotka-Volterra tri-dimensionnels. La convergence vers le PES ne peut alors être démontrée que tant qu'aucun système de Lotka-Volterra de dimension 4 ou plus n'est nécessaire, donc en particulier sur l'intervalle de temps avant la première coexistence de trois traits dans la populations. Ceci est cependant suffisant pour étudier le branchement évolutif, et les théorèmes 1.11 et 1.13 sont démontrés dans cet article. À partir de la dimension 3, les solutions de systèmes de Lotka-Volterra compétitifs peuvent converger vers des cycles, voire des trajectoires chaotiques au delà de la dimension 4. C'est un obstacle majeur à l'extension des méthodes du théorème 1.9 pour prouver la convergence vers le PES après la première coexistence de trois traits. Ceci justifie l'emploi d'hypothèses restrictives mais simplificatrices comme 1.2.

L'article [P2] considère une densité-dépendance différente de celle considérée ici, puisqu'elle couple la dynamique des naissances et des morts avec une dynamique continue déterministe par morceaux pour les ressources consommées par les individus (modèle individu-centré de chémostat, extension de ceux considérés dans [62, 36, 50]). C'est une situation où l'équivalent de la proposition 1.4 a été prouvée dans [P13]. Le théorème 1.9 est très proche du théorème de convergence vers le PES de [P2], et se démontre exactement de la même manière. Les théorèmes de convergence vers l'équation canonique et le critère de branchement sont également très proches de ceux énoncés ici.

Concernant l'équation canonique, un résultat de convergence du TSS en dimension ℓ quelconque est prouvé dans [P2] et [P14]. Des extensions du TSS et de l'équation canonique à des cas multitypes sont également traités dans [P3] (sous des hypothèses restrictives). L'équation canonique est alors remplacée par un système d'EDO, chacune dans \mathbb{R}^ℓ , couplées.

Mis à part les commentaires précédents, les énoncés donnés ici et ceux de [P2] et [P14] diffèrent également, premièrement par le fait que \mathcal{X} peut être non borné, et deuxièmement par quelques précisions sur la monotonie du support du PES dans le théorème 1.11 (i).

La seconde extension rassemble le théorème 4.4 (iii) et la section 4.2.5 de [P14]. Le seul point nouveau est la monotonie du support du PES sur les composantes connexes de $\mathcal{X} \setminus \mathcal{S}$ tant qu'il est monomorphique. Soit donc \mathcal{C} une telle composante connexe et supposons que le gradient de fitness y est (par exemple) positif. On a alors $f(y, x) > 0$ pour tout $x < y$ dans \mathcal{C} . Donc, si un trait mutant $y \in \mathcal{C}$ envahit une population résidente de trait $x \in \mathcal{C}$ tel que $x > y$, alors $f(y, x) > 0$ et donc x et

y coexistent.

La seconde extension est plus délicate. Nous en donnons ici l'idée générale. Le fait que \mathcal{X} n'est pas borné ne change rien aux preuves des théorèmes 1.11 et 1.13. La seule difficulté pour appliquer la méthode de [P5] au théorème 1.9 consiste à montrer qu'il n'y a pas d'accumulation de mutations sur l'échelle de temps $t/K\mu$ lorsque $K \rightarrow +\infty$. Pour cela, on peut utiliser le résultat suivant.

Lemme 1.14 (contrôle de la taille de la population)

Sous les hypothèses du théorème 1.9, puisque le support de $\nu_0^{K,\mu,\sigma}$ est borné, il existe un nombre fini k de pavés A_1, \dots, A_k de côté D qui recouvrent ce support, où la constante D de l'hypothèse 1.1.3. On a alors, pour tout $t \geq 0$,

$$K\langle \nu_t^{K,\mu,\sigma} \rangle \leq \mathcal{Z}_t := \sum_{i=1}^k Z_t^{i,K} + \sum_{n \geq 1} \mathbb{1}_{t \geq \hat{\tau}_n} \hat{Z}_{t-\hat{\tau}_n}^{n,K},$$

où les $Z^{i,K}$ et $\hat{Z}^{n,K}$ sont des processus de naissance et de mort logistiques indépendants tels que $Z_0^{i,K} = K\langle \nu_0^{K,\mu,\sigma}, \mathbb{1}_{A_i} \rangle$ et $\hat{Z}_0^{n,K} = 1$ (de taux de naissance $\|b\|_\infty n$ et de taux de mort $\underline{c}(n-1)$ lorsque le processus est dans l'état n , cf. [P5, Def. 1]). Les temps d'arrêt $\hat{\tau}_n$ sont définis comme les temps de saut d'un processus de Poisson inhomogène de mesure de saut $\|b\|_\infty \frac{\mu}{1-\mu} \mathcal{Z}_t dt$, et vérifient $\tau_n \leq \hat{\tau}_n$ p.s. pour tout $n \geq 0$, où τ_n est le temps de $n^{\text{ème}}$ mutation dans le processus $(\nu_t^{K,\mu,\sigma}, t \geq 0)$.

Ce lemme se prouve en utilisant la construction de $(\nu_t^{K,\mu,\sigma}, t \geq 0)$ comme solution d'une EDS dirigée par des mesures ponctuelles de Poisson, qui permet de la coupler à un autre processus $(\hat{\nu}_t^{K,\mu,\sigma}, t \geq 0)$ en remplaçant $b(\cdot)$ par $\|b\|_\infty/(1-\mu)$, $d(\cdot)$ par 0, $p(\cdot)$ par 1 et $c(\cdot, \cdot)$ par

$$\hat{c}(x, y) := \begin{cases} \underline{c} & \text{si } \exists i \leq k \text{ tel que } x, y \in A_i \text{ et } x, y \in \text{Supp } \nu_0^{K,\mu,\sigma}, \\ 0 & \text{si } x \in A_i, y \in A_j, i \neq j \text{ et } x, y \in \text{Supp } \nu_0^{K,\mu,\sigma}, \\ \underline{c} \mathbb{1}_{x=y} & \text{si } x \notin \text{Supp } \nu_0^{K,\mu,\sigma} \text{ ou } y \notin \text{Supp } \nu_0^{K,\mu,\sigma}. \end{cases}$$

Autrement dit, chaque individu ne meurt pas, se reproduit au taux maximum et n'est en compétition qu'avec les individus du même pavé s'il est ancestral, ou bien seulement avec les individus de même trait s'il est issu d'une mutation.

En reprenant les preuves des lemmes 1 et 2 (a) de [P5], on voit alors facilement qu'en dehors d'un événement de probabilité convergeant vers 0 lorsque $K \rightarrow +\infty$, pour tout $n \geq 1$, $\hat{\tau}_n - \hat{\tau}_{n-1} \geq E_n$, où E_n est une v.a. de loi exponentielle de paramètre $C(k+n)K\mu$ pour une constante C ne dépendant que de $\|b\|_\infty$ et \underline{c} . Puisque la somme des inverses de ces paramètres diverge, pour tout $T, \eta > 0$ fixés, il existe n_0 tel que $\mathbb{P}(E_1 + \dots + E_{n_0} < T/K\mu) < \eta/2$ et donc, pour K suffisamment grand, $\mathbb{P}(\tau_{n_0} < T/K\mu) \leq \eta$.

Le théorème 1.9 s'obtient maintenant comme dans [P2, P5, P14] en se restreignant à l'événement $\{\tau_{n_0} \geq T\}$.

1.5 Contributions à l'approche EDP des dynamiques adaptatives [P15]

La section précédente a présenté l'approche probabiliste pour étudier la dynamique adaptative d'une population sur de grandes échelles de temps, et plus particulièrement le branchement évolutif. Notre but est ici de présenter nos contributions à l'approche par EDP. L'idée originale proposée dans [83] consiste à appliquer une limite de petites mutations et de sélection forte à une EDP qui s'obtient comme une limite en grande population du modèle individu-centré (voir le théorème 2.5 de la section 2.2) :

$$\begin{aligned} \partial_t u(t, x) = u(t, x) & \left((1 - p(x))b(x) - d(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x, y)u(t, y) dy \right) \\ & + \int_{\mathcal{X}} b(y)p(y)u(t, y)m(y, x - y) dy. \end{aligned} \quad (1.12)$$

Pour obtenir une forme plus simple de cette EDP, nous introduisons les hypothèses suivantes.

Hypothèses 1.15 (approche EDP des dynamiques adaptatives)

1. $\mathcal{X} = \mathbb{R}^\ell$.
2. Pour tout $x \in \mathbb{R}^\ell$, $b(x)p(x) = \beta > 0$.
3. Pour tout $x, h \in \mathbb{R}^\ell$, $m(x, h) = \overline{m}(h)$, où $\overline{m} \in C_c^1(\mathbb{R}^\ell)$ satisfait $\int_{\mathbb{R}^\ell} h \overline{m}(h) dh = 0$.
4. Les fonctions $c(x, y)$, $\partial_x c(x, y)$ et $\partial_{xx} c(x, y)$ sont continues bornées sur $(\mathbb{R}^\ell)^2$ et $r \in C_b^2(\mathbb{R}^\ell)$. De plus $r(x) \rightarrow 0$ lorsque $|x| \rightarrow +\infty$.
5. La fonction γ de l'hypothèse 1.2.1 est dans C_b^1 et satisfait $0 < \underline{\gamma} \leq \gamma(\cdot) \leq \overline{\gamma}$.
6. Il existe une constante $\bar{\rho}$ telle que, pour toute fonction $u \geq 0$ dans $L^1(\mathbb{R}^\ell)$,

$$\int_{\mathbb{R}^\ell} \int_{\mathbb{R}^\ell} u(x) \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} u(y) dx dy \geq \frac{1}{\bar{\rho}} \int_{\mathbb{R}^\ell} u(x) dx \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{r(y)}{\gamma(y)} u(y) dy.$$

Remarquons que l'hypothèse 1.15.6 est satisfaite par exemple si $c(x, y)\gamma(y) \geq \frac{1}{2\bar{\rho}}(r(x)\gamma(x) + r(y)\gamma(y))$.

Sous ces hypothèses, l'EDP se réécrit

$$\partial_t u(t, x) = u(t, x) \left(r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y)u(t, y) dy \right) + \beta \int_{\mathbb{R}^\ell} \overline{m}(h)(u(t, x + h) - u(t, x)) dh.$$

1.5.1 Équations de Hamilton-Jacobi avec contrainte en dynamique adaptative

Le scaling proposé par Diekmann, Jabin, Mischler et Perthame [83] consiste à introduire un petit paramètre $\varepsilon > 0$, à multiplier la taille des mutations par ε et à faire un scaling en temps en t/ε . On obtient l'EDP

$$\begin{aligned} \partial_t u_\varepsilon(t, x) = \frac{1}{\varepsilon} u_\varepsilon(t, x) & \left(r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y)u_\varepsilon(t, y) dy \right) \\ & + \frac{\beta}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \overline{m}(h)(u_\varepsilon(t, x + \varepsilon h) - u_\varepsilon(t, x)) dh. \end{aligned} \quad (1.13)$$

Le changement de fonction inconnue

$$u_\varepsilon(t, x) = \exp\left(\frac{\varphi_\varepsilon(t, x)}{\varepsilon}\right) \quad (1.14)$$

est connu en mécanique quantique comme le *WKB Ansatz* et a déjà été utilisé pour les équations de réaction-diffusion avec un scaling similaire au précédent dans [115, 13, 118, 119]. C'est ici aussi la bonne approche, puisqu'on obtient

$$\begin{aligned} \partial_t \varphi_\varepsilon(t, x) = & r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) u_\varepsilon(t, y) dy \\ & + \beta \int_{\mathbb{R}^\ell} \bar{m}(h) \left[\exp\left(\frac{\varphi_\varepsilon(t, x + \varepsilon h) - \varphi_\varepsilon(t, x)}{\varepsilon}\right) - 1 \right] dh, \end{aligned} \quad (1.15)$$

ce qui suggère la convergence de φ_ε vers une solution φ de

$$\partial_t \varphi(t, x) = r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu_t(dy) + \beta H(\nabla_x \varphi(t, x)), \quad (1.16)$$

où pour tout $t \geq 0$, μ_t est une mesure sur \mathbb{R}^ℓ , limite (faible) de $u_\varepsilon(t, \cdot)$, et

$$H(p) = \int_{\mathbb{R}^\ell} \bar{m}(h) (e^{p \cdot h} - 1) dh.$$

Cette approche a été utilisée dans de nombreux travaux, pour ce modèle [278, 77, 166, 292, 232] et pour diverses variantes, avec une ou plusieurs ressources [83, 260] ou bien avec une non-linéarité ne dépendant que d'une quantité scalaire, typiquement $\int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx$ [15, 277, 14, 232] (voir également [39]). Dans ces références, le terme de mutation est soit sous forme intégrale comme plus haut, soit un Laplacien. Son scaling est alors en $\varepsilon \Delta$.

L'hypothèse 1.15.6 est tirée de [232]. Elle permet d'obtenir des contrôles uniformes en ε de la densité totale de la population $\int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx$. On pourrait la remplacer par n'importe quelle autre hypothèse assurant un contrôle de la densité totale. Par exemple, les travaux [77, 166, 292] supposent que \mathcal{X} est compact et que $c(\cdot, \cdot)$ est uniformément minorée sur \mathcal{X}^2 .

La difficulté principale dans cette approche est de caractériser la mesure limite μ_t . L'équation (1.14) montre que, lorsque l'on a des contrôles uniformes sur la densité totale de la population, on a nécessairement $\varphi(t, \cdot) \leq 0$ pour tout $t \geq 0$. On obtient ainsi une équation de Hamilton-Jacobi (1.16) avec la contrainte $\max \varphi(t, \cdot) \leq 0$ pour tout $t \geq 0$. Il semble alors clair que μ_t ne peut charger que les zéros de φ et on s'attend à ce que μ_t soit une somme de masses de Dirac.

En remarquant que $H(0) = 0$ et que $\nabla \varphi = 0$ en un point de maximum, on s'attend à avoir $r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu_t(dy) \leq 0$ pour tout x tel que $\varphi(t, x) = 0$, et si $\max \varphi(t, \cdot) = 0$ pour tout $t \geq 0$, on s'attend aussi à avoir $r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu_t(dy) = 0$ pour au moins un x tel que $\varphi(t, x) = 0$.

Malheureusement, ces conditions ne sont en général pas suffisantes pour caractériser μ_t . C'est pourquoi la plupart des travaux ont porté sur des modèles avec une seule ressource, ou bien avec une non-linéarité ne dépendant que d'une quantité scalaire. Si l'on rajoute en effet la contrainte que la fonction φ ne peut avoir qu'un seul

point de maximum (par exemple si $\varphi(t, \cdot)$ est concave pour tout t [232]), la solution de l'équation de Hamilton-Jacobi peut alors être uniquement caractérisée [15, 277, 260].

À cause de cette limitation, la caractérisation du branchement évolutif à l'aide de la fonction φ (qui correspondrait au passage d'un unique maximum pour φ à deux maxima ou plus qui persistent) n'a pas encore été rigoureusement établie. Une difficulté supplémentaire tient au fait que le caractère bien posé de l'équation de Hamilton-Jacobi avec contrainte n'est établi que dans des cas très particuliers [15]. En revanche, une nouvelle forme d'équation canonique des dynamiques adaptatives a été obtenue par l'approche EDP dans de nombreuses références citées plus haut.

La caractérisation de cette mesure μ_t à partir de la fonction φ dans un cas où plusieurs traits peuvent coexister est la motivation de l'article [P15], qui traite d'un modèle avec un nombre arbitraire de ressources. Nous présentons ici ce résultat dans le contexte d'une interaction de Lotka-Volterra compétitive.

1.5.2 Forme fermée du problème de Hamilton-Jacobi avec contrainte [P15]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P15] en collaboration avec Pierre-Emmanuel Jabin. Il s'agit d'une adaptation au cas d'une EDP avec densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive des résultats obtenus sur un modèle de compétition pour un nombre quelconque de ressources. Le premier résultat définit comment associer la mesure μ_t à l'ensemble des zéros de $\varphi(t, \cdot)$.

Proposition 1.16 *Supposons que les hypothèses 1.1.2, 1.2 et 1.15.6 sont satisfaites. Supposons également que c , r et γ sont continus. Alors pour tout $A \subset \mathbb{R}^\ell$ compact, il existe une unique mesure finie positive $\mu(A)$ telle que*

- (i) $\text{Supp } \mu \subset A$,
- (ii) $r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu(dy) \leq 0$ pour tout $x \in A$ et $r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu(dy) = 0$ pour tout $x \in \text{Supp } \mu$.

Il s'agit d'une extension de la proposition 1.4, puisque lorsque $A = \{x_1, \dots, x_n\}$ avec x_1, \dots, x_n distincts, on peut montrer que $\mu(\{x_1, \dots, x_n\}) = \sum_{i=1}^n \bar{u}_i(\mathbf{x}) \delta_{x_i}$. Les mesures satisfaisant les conditions précédentes sont souvent appelées ESS (pour *evolutionary stable strategies*) [77, 166, 292]. Nous donnons la preuve de cette proposition car certains points diffèrent de celle de la proposition 1.1 dans [P15].

Preuve L'unicité se déduit de l'hypothèse 1.2 exactement comme dans [P13] ou [166]. Pour l'existence, considérons l'équation différentielle à valeurs mesures

$$\partial_t \nu_t(dx) = \left(r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \nu_t(dy) \right) \nu_t(dx). \quad (1.17)$$

(L'existence et l'unicité pour ce problème peuvent s'obtenir par l'application du théorème de Cauchy-Lipschitz dans l'ensemble des mesures finies muni de la norme de la variation totale.) On considère la fonctionnelle

$$L(\nu) = \frac{1}{2} \iint \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} \nu(dx) \nu(dy) - \int \frac{r(x)}{\gamma(x)} \nu(dx)$$

sur l'espace des mesures finies. On vérifie facilement que c'est une fonctionnelle de Lyapunov stricte, au sens où elle décroît strictement lorsque ν_t n'est pas un équilibre de (1.17) :

$$\frac{dL(\nu_t)}{dt} = - \int \frac{1}{\gamma(x)} \left(r(x) - \int c(x, y) \nu_t(dy) \right)^2 \nu_t(dx).$$

Puisque r , c et γ sont continues, il est facile d'étendre par approximation l'hypothèse 1.15.6 à toutes les mesures finies, et donc $L(\nu) \geq -C + \frac{1}{C} (\int d\nu)^2$ pour une constante C fixée pour toute mesure finie ν à support dans le compact A .

La fin de la preuve se déroule alors exactement comme pour [P15, Prop. 1.1]. \square

On obtient alors la forme fermée suivante pour l'équation de Hamilton-Jacobi avec contrainte.

Théorème 1.17 (forme fermée de l'équation de Hamilton-Jacobi avec contrainte)
Supposons que les hypothèses 1.1 et 1.15 sont satisfaites, et que le noyau de compétition c est de la forme de la proposition 1.3 (i) ou (ii). Supposons également que la condition initiale $u_\varepsilon(0, x) > 0$ ou $\varphi_\varepsilon(0, x)$ est $\mathcal{C}^2(\mathbb{R}^\ell)$ et satisfait

$$\begin{aligned} \sup_{\varepsilon > 0} \int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx &\leq \bar{\rho}, \quad \sup_{\varepsilon > 0} \|\nabla \varphi(0, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R}^\ell)} < \infty, \\ \text{et } \inf_{\varepsilon > 0} \inf_{x \in \mathbb{R}^\ell} \inf_{\xi \in \mathbb{R}^\ell, |\xi|=1} \partial_{\xi\xi} \varphi(0, x) &> -\infty, \end{aligned}$$

où pour $\xi \in \mathbb{R}^\ell$, $\partial_\xi f(x) = \sum_{i=1}^\ell \xi_i \partial_{x_i} f(x)$ est la dérivée directionnelle classique. Supposons enfin que $\varphi_\varepsilon(0, \cdot)$ converge vers une fonction φ^0 pour la norme $\|\cdot\|_{W^{1,\infty}(\mathbb{R}^\ell)}$. Alors, le long d'une sous-suite, $\varphi_\varepsilon \rightarrow \varphi$ uniformément sur tout compact de $[0, T] \times \mathbb{R}^\ell$ et dans $W^{1,p}([0, T] \times K)$ pour tout $T > 0$, $K \subset \mathbb{R}^\ell$ compact et $p < \infty$, où φ est presque partout solution de

$$\partial_t \varphi(t, x) = r(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu(\{\varphi(t, \cdot) = 0\})(dy) + \beta H(\nabla_x \varphi(t, x)). \quad (1.18)$$

De plus, $c[u_\varepsilon](t, x)$ converge vers $c[\mu(\{\varphi(t, \cdot)\})](x)$ dans $L^2([0, T], L_{\text{loc}}^\infty(\mathbb{R}^\ell))$, où pour toute mesure μ sur \mathbb{R}^ℓ et pour tout $x \in \mathbb{R}^\ell$,

$$c[\mu](x) := \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) \mu(dy).$$

Nous avons remplacé dans cet énoncé l'hypothèse 1.2 par les versions plus simples de la proposition 1.3 pour des raisons techniques qui apparaîtront dans la preuve. Une autre différence avec le résultat de [P15] est que l'espace des traits n'est pas mono-dimensionnel. Le résultat principal de [292] ressemble au théorème 1.17, puisque l'existence d'une limite satisfaisant les conditions de la proposition 1.16 y est démontré, mais sous un autre scaling, et la limite n'y est pas caractérisée. Puisque plusieurs arguments diffèrent de [P15], nous donnons la preuve de ce résultat.

Preuve La première étape consiste à établir les bornes a priori suivantes.

Lemme 1.18 *Sous les hypothèses du théorème 1.17, pour tout $T > 0$,*

$$\begin{aligned} & \| |\partial_t \varphi_\varepsilon| + |\nabla_x \varphi_\varepsilon| \|_{L^\infty([0,T] \times \mathbb{R}^\ell)} + \| |\nabla_x^2 \varphi_\varepsilon| + |\partial_t \nabla_x \varphi_\varepsilon| \|_{L^\infty([0,T], M^1)} \leq C_T, \\ & \forall t \leq T, \xi, x \in \mathbb{R}^\ell \text{ tel que } |\xi| = 1, \quad \partial_{\xi\xi} \varphi_\varepsilon(t, x) \geq -C_T, \quad H_\varepsilon(\varphi_\varepsilon) \geq -C_T \varepsilon, \\ & \forall t \leq T, \int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx \leq \bar{\rho}, \quad \varphi_\varepsilon(t, x) \leq C_T \varepsilon \log 1/\varepsilon, \end{aligned}$$

où

$$H_\varepsilon(f)(x) = \int_{\mathbb{R}^\ell} \bar{m}(h) \left[\exp \left(\frac{f(x + \varepsilon h) - f(x)}{\varepsilon} \right) - 1 \right] dh,$$

pour une constante C_T ne dépendant que de T , $\|\nabla \varphi_\varepsilon(0, \cdot)\|_{L^\infty(\mathbb{R}^\ell)}$ et de l'infimum de $\inf_{\xi \in \mathbb{R}^\ell, |\xi|=1} \partial_{\xi\xi} \varphi_\varepsilon(0, \cdot)$.

Ce lemme est démontré dans [P15] en plusieurs étapes. La première consiste à établir des bornes uniformes sur la norme L^1 de $u_\varepsilon(t, \cdot)$. Nous utilisons l'hypothèse 1.15.6 comme dans [232] pour obtenir

$$\frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{u_\varepsilon(t, x)}{\gamma(x)} dx \leq \frac{1}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{r(x)}{\gamma(x)} u_\varepsilon(t, x) dx \left(1 - \frac{\int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx}{\bar{\rho}} \right).$$

Puisque $\int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(0, x) dx \leq \bar{\rho}$, ceci implique que

$$\sup_{\varepsilon > 0} \sup_{t \geq 0} \int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x) dx \leq \bar{\rho}. \quad (1.19)$$

Les bornes uniformes sur $\|\nabla_x \varphi_\varepsilon\|_{L^\infty}$, $\|\partial_t \varphi_\varepsilon\|_{L^\infty}$, une première borne sur $H_\varepsilon(\varphi_\varepsilon)$ (Step 2 page 186 dans [P15]) et la borne supérieure sur φ_ε se prouvent comme dans [P15]. On démontre ensuite exactement comme dans [P15, Step 3] que, pour tout $\xi \in \mathbb{R}^\ell$ tel que $|\xi| = 1$, $\inf_x \partial_{\xi\xi} \varphi_\varepsilon(t, x) \geq -C_T$ puis que $\partial_{\xi\xi} \varphi_\varepsilon \in L^\infty([0, T], M^1)$. Puisque $\partial_{x+y, x+y} \varphi = \partial_{xx} \varphi + 2\partial_{xy} \varphi + \partial_{yy} \varphi$, on a montré que $\nabla_x^2 \varphi_\varepsilon \in L^\infty([0, T], M^1)$. La borne uniforme de $\partial_t \nabla_x \varphi_\varepsilon$ dans $L^\infty([0, T], M^1)$ s'en déduit alors comme dans [P15]. Notons que l'hypothèse 1.15.4 est nécessaire pour tous les points précédents.

Enfin, la dernière borne sur $H_\varepsilon(\varphi_\varepsilon)$ peut se prouver comme suit. Soit $x \in \mathbb{R}^\ell$ fixé. Puisque $\varphi_\varepsilon(t, x) + C_T |x|^2$ est une fonction convexe, la fonction $\varphi_\varepsilon(t, \cdot)$ admet un sous-différentiel non vide en tout point. Soit donc v dans le sous-différentiel de $\varphi_\varepsilon(t, \cdot)$ en x . Nous avons en particulier la propriété $\lim_{\eta \rightarrow 0} h \cdot \nabla_x \varphi_\varepsilon(t, x + \eta h) \geq h \cdot v$ pour tout $h \in \mathbb{R}^\ell$, de laquelle on déduit

$$\begin{aligned} \frac{\varphi_\varepsilon(t, x + \varepsilon h) - \varphi_\varepsilon(t, x)}{\varepsilon} &= h \cdot \int_0^1 \nabla_x \varphi_\varepsilon(t, x + \theta \varepsilon h) d\theta \\ &\geq h \cdot v + \varepsilon |h|^2 \int_0^1 \int_0^1 \theta \partial_{h/|h|, h/|h|} \varphi_\varepsilon(t, x + \theta \theta' \varepsilon h) d\theta' d\theta \geq h \cdot v - \varepsilon C_T |h|^2. \end{aligned}$$

Il suit comme dans [P15] que $H_\varepsilon(\varphi_\varepsilon) \geq H(v) - C\varepsilon \geq -C\varepsilon$, et la preuve du lemme 1.18 est terminée.

L'existence d'une sous-suite telle que $\varphi_\varepsilon \rightarrow \varphi$ localement uniformément et dans $W_{\text{loc}}^{1,p}$ est une conséquence immédiate du lemme 1.18. On utilise ensuite le résultat suivant.

Lemme 1.19 *Pour tout $s \geq 0$, il existe deux fonctions σ_s et $\tilde{\sigma}$ continues sur \mathbb{R}_+ telles que $\sigma_s(0) = \tilde{\sigma}(0) = 0$ et*

$$\int_s^t \int_{\mathbb{R}^\ell} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} (u_\varepsilon(r, x) dx - \mu_s(dx)) (u_\varepsilon(r, y) dy - \mu_s(dy)) dr \leq (t-s)\sigma_s(t-s) + \tilde{\sigma}(\varepsilon),$$

où $\mu_s := \mu(\{v(s, \cdot) = 0\})$.

La preuve de ce résultat est très proche de celle de [P15, Lem. 3.2]. Il s'agit d'observer que si

$$F_\varepsilon(t) := \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{\log u_\varepsilon(t, x)}{\gamma(x)} dx = \frac{1}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{\varphi_\varepsilon(t, x)}{\gamma(x)} dx,$$

en utilisant la relation

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{u_\varepsilon(t, x)}{\gamma(x)} dx &= \frac{1}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \left[\frac{r(x)}{\gamma(x)} - \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} u_\varepsilon(t, y) dy \right] u_\varepsilon(t, x) dx \\ &\quad + \frac{\beta}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \bar{m}(h) \int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x + \varepsilon h) \left(\frac{1}{\gamma(x)} - \frac{1}{\gamma(x + \varepsilon h)} \right) dx dh, \end{aligned}$$

on a

$$\begin{aligned} \frac{dF_\varepsilon(t)}{dt} &= \frac{d}{dt} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{u_\varepsilon(t, x)}{\gamma(x)} dx + \frac{\beta}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} H_\varepsilon(\varphi_\varepsilon(t, \cdot))(x) \mu_s(dx) \\ &\quad + \frac{\beta}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \bar{m}(h) \int_{\mathbb{R}^\ell} u_\varepsilon(t, x + \varepsilon h) \left(\frac{1}{\gamma(x + \varepsilon h)} - \frac{1}{\gamma(x)} \right) dx dh \\ &\quad + \frac{1}{\varepsilon} \int_{\mathbb{R}^\ell} \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} (u_\varepsilon(r, x) dx - \mu_s(dx)) (u_\varepsilon(r, y) dy - \mu_s(dy)) - \frac{A(t)}{\varepsilon}, \end{aligned} \quad (1.20)$$

où

$$A(t) := \int_{\mathbb{R}^\ell} \left[\frac{r(x)}{\gamma(x)} - \int_{\mathbb{R}^\ell} \frac{c(x, y)}{\gamma(x)} \mu_s(dy) \right] u_\varepsilon(t, x) dx.$$

Seul le troisième terme du membre de droite de (1.20) est différent de [P15], mais, grâce à l'hypothèse 1.15.5 et à (1.19), ce terme est borné par une constante, et la fin de la preuve du lemme 1.19 se déroule comme dans [P15].

La dernière étape de la preuve exploite le résultat suivant.

Lemme 1.20 *Pour tout $s \geq 0$, il existe deux fonctions σ_s et $\tilde{\sigma}$ continues sur \mathbb{R}_+ telles que $\sigma_s(0) = \tilde{\sigma}(0) = 0$ et*

$$\int_s^t \sup_{x \in \mathbb{R}^\ell} |c[u_\varepsilon](r, x) - c[\mu_s](x)|^2 dr \leq (t-s)\sigma_s(t-s) + \tilde{\sigma}(\varepsilon).$$

C'est ici que l'hypothèse que le noyau de compétition a la forme de la proposition 1.3 (i) ou (ii) est nécessaire. Nous ferons la preuve dans le premier cas, l'argument étant très semblable dans le second. Lorsque c est donné par (1.3),

$$\begin{aligned} &|c[u_\varepsilon](r, x) - c[\mu_s](x)|^2 \\ &= \gamma(x)^2 \alpha(x)^2 \left| \int_{\mathbb{R}^\ell} \mathcal{R} \left[e^{i\xi \cdot x} \int_{\mathbb{R}^\ell} \alpha(y) e^{-i\xi \cdot y} (u_\varepsilon(r, y) dy - \mu_s(dy)) \right] \pi(d\xi) \right|^2 \\ &\leq C \int_{\mathbb{R}^\ell} \left| \alpha(y) e^{-i\xi \cdot y} (u_\varepsilon(r, y) dy - \mu_s(dy)) \right|^2 \pi(d\xi). \end{aligned}$$

En prenant le supremum sur $x \in \mathbb{R}^\ell$ et en intégrant cette inégalité sur $[s, t]$, le lemme 1.20 découle du lemme 1.19.

L'observation suivante est le point clé pour conclure la preuve : d'après l'hypothèse 1.15.4 et (1.19), les fonctions $c[u_\varepsilon](t, x)$ sont lipschitziennes par rapport à x , uniformément en $t \geq 0$ et $\varepsilon > 0$.

En utilisant ce résultat et en répétant l'argument final de [P15], on montre facilement que pour tout $L > 0$,

$$\int_0^T \int_{[-L, L]^\ell} \frac{1}{h^{\ell+1}} \left(\int_s^{s+h} \int_{B(0, h)} |c[u_\varepsilon](t, x+y) - c[u_\varepsilon](s, x)| dt dy \right) ds dx \rightarrow 0$$

quand $h \rightarrow 0$. La famille $(c[u_\varepsilon])_{\varepsilon > 0}$ est donc relativement compacte dans $L_{\text{loc}}^p([0, T] \times \mathbb{R}^\ell)$ pour tout $p \geq 1$. Notons \hat{c} un point d'accumulation. Soit maintenant $L > 0$ et $\eta > 0$ fixés. Puisque $\hat{c}(t, \cdot)$ et $c[\mu_t](\cdot)$ sont uniformément Lipschitziennes, il existe un nombre fini de points x_1, \dots, x_{N_η} (dépendants de η) tels que

$$\int_0^T \sup_{|x| \leq L} |\hat{c}(t, x) - c[\mu_t](x)|^2 dt \leq \eta + \int_0^T \sup_{1 \leq i \leq N_\eta} |\hat{c}(t, x_i) - c[\mu_t](x_i)|^2 dt.$$

Or, pour tout $i \leq N_\eta$, presque tout $t \in [0, T[$ est un point de différentiabilité à droite au sens de Lebesgue pour $t \mapsto \hat{c}(t, x_i)$, c'est-à-dire que

$$\frac{1}{h} \int_t^{t+h} |\hat{c}(s, x_i) - \hat{c}(t, x_i)| \rightarrow 0$$

quand $h \rightarrow 0$ pour presque tout $t \geq 0$. On a donc

$$\begin{aligned} \int_0^T \sup_{|x| \leq L} |\hat{c}(t, x) - c[\mu_t](x)|^2 dt &\leq \eta + \int_0^T \sup_{1 \leq i \leq N_\eta} \left\{ \frac{1}{h} \int_t^{t+h} |\hat{c}(s, x_i) - c[\mu_t](x_i)|^2 ds \right\} dt \\ &\quad + \int_0^T \sup_{1 \leq i \leq N_\eta} \left\{ \frac{1}{h} \int_t^{t+h} |\hat{c}(t, x_i) - \hat{c}(s, x_i)|^2 ds \right\} dt. \end{aligned}$$

Par convergence dominée, le dernier terme tend vers 0 lorsque $h \rightarrow 0$. En passant à la limite $\varepsilon \rightarrow 0$ dans le lemme 1.20, le second terme du membre de droite converge également vers 0 lorsque $h \rightarrow 0$ par convergence dominée. On a donc prouvé la convergence de $c[u_\varepsilon]$ vers $c[\mu\{\varphi(t, \cdot) = 0\}]$ dans $L^2([0, T], L_{\text{loc}}^\infty(\mathbb{R}^\ell))$ et la convergence presque partout (éventuellement le long d'une sous suite) de tous les termes de (1.15) vers ceux de (1.18), ce qui conclut la preuve du théorème 1.17. \square

1.6 Cas des populations finies : diffusion canonique de la dynamique adaptative [P6, P23]

Les résultats présentés ici sont issus des publications [P6, P23] en collaboration avec Amaury Lambert.

L'équation canonique des dynamiques adaptatives du théorème 1.11 est un outil important en dynamique adaptative, puisqu'il permet d'analyser la direction future

de l'évolution dans une population donnée (pour l'une des premières utilisations, cf. [237] ; voir également <http://mathstat.helsinki.fi/~kisdi/addyn.htm>). Cependant, cette équation déterministe néglige complètement un aspect important de l'évolution appelé *dérive génétique* ou *sélection faible* [174], qui regroupe l'aléa dans une dynamique évolutive dû à la prépondérance des mutations presque neutres, c'est-à-dire avec un avantage ou désavantage sélectif faible, qui envahissent et se fixent dans la population par pure chance. Par opposition, une évolution gouvernée par la sélection forte produit des *balayages sélectifs* [246], où les mutations se fixent rapidement dans la population, conduisant à un comportement déterministe comme dans l'équation canonique des dynamiques adaptatives. Une controverse entoure cette question de neutralité, puisque les biologistes débattent sur la prépondérance des mutations neutres par rapport à la sélection forte. La théorie classique de la génétique des populations s'appuie en grande partie sur cette hypothèse de neutralité [174, 107].

Bien qu'une limite de petites mutations, donc de sélection faible, soit utilisée dans le théorème 1.11, la dérive génétique est absente de l'équation canonique à cause de l'ordre des limites, puisqu'une limite de population infinie a d'abord été utilisée pour prouver la convergence du modèle individu-centré vers le PES dans le théorème 1.9. Il est alors naturel de se demander ce que devient l'équation canonique des dynamiques adaptatives lorsque l'on supprime l'hypothèse de grande population, c'est-à-dire lorsque l'on applique une limite de mutations rares puis une limite de petites mutations au modèle individu-centré. Ceci conduit à définir un nouveau processus renormalisé comme suit (comparer avec l'hypothèse 1.6).

Hypothèses 1.21 (processus renormalisé)

1. Pour tout $\sigma \in]0, 1]$, la mesure de probabilité $m_\sigma(x, h)dh := \frac{1}{\sigma^\ell} m(x, \frac{h}{\sigma})dh$ a son support inclu dans $\mathcal{X} - x := \{y - x : y \in \mathcal{X}\}$.
2. Pour tout $\mu, \sigma \in]0, 1]$, on pose

$$\nu_t^{\mu, \sigma} = \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme dans la section 1.2.1 avec les nouveaux paramètres $b_{\mu, \sigma} := b$, $d_{\mu, \sigma} := d$, $c_{\mu, \sigma} := c$, $p_{\mu, \sigma} := \mu p$ et $m_{\mu, \sigma} := m_\sigma$.

1.6.1 Limite de mutations rares en population finie

Afin que la limite de mutations rares donne un résultat non-trivial, il est nécessaire d'empêcher l'extinction rapide du modèle individu-centré, qui sinon se produirait à la limite avant même la première mutation. C'est la raison de la première hypothèse ci-dessous, qui implique que le modèle individu-centré ne peut pas s'éteindre (cf. (1.2) et le commentaire qui suit cette équation).

Hypothèses 1.22 (bornes et régularité sur les paramètres)

1. Pour tout $x \in \mathcal{X}$, $d(x) = 0$.
2. Les fonctions $b(\cdot)$, $p(\cdot)$ et $c(\cdot, \cdot)$ sont mesurables bornées, à valeurs strictement positives.
3. Pour tout $D > 0$, $\inf_{x, y \in \mathcal{X}, |x| + |y| \leq D} c(x, y) > 0$.
4. Il existe une fonction \bar{m} dans $L^1(\mathbb{R}^\ell)$ telle que pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $h \in \mathbb{R}^\ell$, $m(x, h) \leq \bar{m}(h)$.

Soit $\tau_0 = 0$ et pour tout $n \geq 0$,

$$\begin{aligned} T_n &= \inf\{t \geq \tau_n : |\text{Supp}(\nu_t^{\mu,\sigma})| = 1\} \\ \tau_{n+1} &= \inf\{t \geq T_n : |\text{Supp}(\nu_t^{\mu,\sigma})| = 2\}. \end{aligned}$$

On définit également $V_n \in \mathcal{X}$ tel que

$$\text{Supp}(\nu_{T_n}^{\mu,\sigma}) = \{V_n\}.$$

Autrement dit, T_n est le $n^{\text{ième}}$ instant où la population devient monomorphe, et V_n est le trait survivant à cet instant. Remarquons que, puisque la population ne peut pas s'éteindre et que $b(\cdot)p(\cdot) > 0$, $\tau_{n+1} < \infty$ p.s. si $T_n < \infty$, mais il n'est pas impossible que $T_{n+1} = \infty$. Cependant, sous les hypothèses précédentes, on montre facilement par des arguments de domination de la population totale (cf. [P6]) que pour tout $\eta > 0$, pour tout μ suffisamment petit, $\mathbb{P}(T_{n+1} < \infty \mid T_n < \infty) \geq 1 - \eta$.

Introduisons également la probabilité de fixation d'un trait y dans une population composée initialement de n individus de trait x et m individus de trait y :

$$u_{n,m}(y, x) = \mathbb{P}(T_y < T_x \mid \nu_0^{0,\sigma} = n\delta_x + m\delta_y),$$

où $T_z = \inf\{t \geq 0 : \text{Supp}(\nu_t^{0,\sigma}) = \{z\}\}$. Remarquons que le paramètre μ a ici été pris égal à 0, ce qui correspond au modèle sans mutations.

Le résultat suivant donne l'équivalent du PES en population finie.

Théorème 1.23 *Soit $\sigma \in]0, 1]$ et $x \in \mathcal{X}$ fixés. Supposons que les hypothèses 1.21 et 1.22 sont satisfaites. Supposons également que pour tout $\mu \in]0, 1]$, $\text{Supp}(\nu_0^{\mu,\sigma}) = \{x\}$ p.s. et que $\sup_{\mu \in]0, 1]} \mathbb{P}(\langle \nu_0^{\mu,\sigma}, \mathbb{1} \rangle > M) \rightarrow 0$ lorsque $M \rightarrow 0$. Alors le processus $(S_t^{\mu,\sigma}, t \geq 0)$ défini par*

$$S_t^{\mu,\sigma} = \sum_{n \geq 0} V_n \mathbb{1}_{\{T_n \leq t/\mu < T_{n+1}\}}$$

converge en loi quand $\mu \rightarrow 0$ pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{X})$ vers le processus de Markov de saut pur $(S_t^\sigma, t \geq 0)$ dans \mathcal{X} de valeur initiale $S_0^\sigma = 0$ et qui saute de x vers $x + h$ avec mesure de saut

$$q(x, dh) = \frac{p(x)b(x)\theta(x)}{1 - e^{-\theta(x)}} \chi(x + h, x) m_\sigma(x, h) dh,$$

où $\theta(x) = b(x)/c(x, x)$ et

$$\chi(y, x) = e^{-\theta(x)} \sum_{n \geq 1} \frac{\theta(x)^{n-1}}{(n-1)!} u_{n,1}(y, x).$$

1.6.2 Limite des mutations petites : diffusion canonique

Afin de définir l'extension de l'équation canonique des dynamiques adaptatives, nous introduisons la matrice

$$\Sigma(x) = \int_{\mathbb{R}^\ell} hh^* m(x, h) dh, \quad (1.21)$$

c'est-à-dire la matrice de covariance des mutations (lorsqu'elles sont centrées, voir l'hypothèse 1.24.2 ci-dessous), et $\sigma(x)$ sa racine carrée symétrique, c'est-à-dire la matrice carrée symétrique positive telle que $\sigma(x)^2 = \Sigma(x)$.

Hypothèses 1.24 (régularité supplémentaire)

1. $\mathcal{X} = \mathbb{R}^\ell$.
2. Pour tout $x \in \mathbb{R}^\ell$, $\int_{\mathbb{R}^\ell} hm(x, h) dh = 0$.
3. Les fonctions $b(\cdot)$ et $c(\cdot, \cdot)$ sont \mathcal{C}_b^2 , et il existe $\underline{b} > 0$ tel que $b(x)p(x) \geq \underline{b}$ pour tout $x \in \mathbb{R}^\ell$.
4. Les fonctions $p(x)$, $\Sigma(x)$ et $\sigma(x)$ sont uniformément lipschitziennes sur \mathcal{X} .

Théorème 1.25 Soit $x \in \mathcal{X}$ fixé. Supposons que les hypothèses 1.21, 1.22 et 1.24 sont satisfaites. Supposons également que pour tout $\sigma \in]0, 1]$, $S_0^\sigma = x$. Alors le processus $(S_{t/\sigma^2}^\sigma, t \geq 0)$ converge en loi quand $\sigma \rightarrow 0$ pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}^\ell)$ vers $(Z_t, t \geq 0)$ solution de l'EDS

$$dZ_t = \frac{p(Z_t)b(Z_t)\theta(Z_t)}{1 - e^{-\theta(Z_t)}} \Sigma(Z_t) \nabla_1 \chi(Z_t, Z_t) dt + \sqrt{p(Z_t)b(Z_t) \frac{e^{-\theta(Z_t)} - 1 + \theta(Z_t)}{\theta(Z_t)(1 - e^{-\theta(Z_t)})}} \sigma(Z_t) dB_t \quad (1.22)$$

avec $Z_0 = x$, où $(B_t, t \geq 0)$ est un mouvement brownien ℓ -dimensionnel standard et où $\nabla_1 \chi(y, x)$ désigne le gradient de $\chi(y, x)$ par rapport à la première variable y .

On retrouve un terme de dérive très semblable à celui de l'équation canonique des dynamiques adaptatives (1.9), où la fonction de fitness a été remplacée par la fonction $\chi(y, x)$, qui est une généralisation de la notion de fitness d'invasion, proche des définitions proposées dans [257]. Le terme de diffusion supplémentaire est une forme de dérive génétique due au fait que la population reste de taille finie. Pour ces raisons, nous avons appelé cette équation la *diffusion canonique des dynamiques adaptatives*.

Remarquons que sous l'hypothèse 1.24, la fonction $\chi(x, y)$ est \mathcal{C}_b^2 [P6, Th. 4.1]. Les coefficients de l'EDS (1.22) sont donc lipschitziens et il y a donc existence forte et unicité trajectorielle pour cette EDS.

1.6.3 Calcul du gradient de fitness

Tous les coefficients de (1.22) sont explicites, excepté le gradient de fitness. Afin de le caractériser, nous considérons une chaîne de Markov $((X_t, Y_t), t \geq 0)$ dans \mathbb{N}^2 de matrice de taux $Q = (q_{i,j})_{i,j \in \mathbb{N}^2}$ avec

$$q_{ij} = \begin{cases} b_1 n & \text{si } i = (n, m) \text{ et } j = (n+1, m), \\ b_2 m & \text{si } i = (n, m) \text{ et } j = (n, m+1), \\ c_{11}n(n-1) + c_{12}nm & \text{si } i = (n, m) \text{ et } j = (n-1, m), \\ c_{21}mn + c_{22}m(m-1) & \text{si } i = (n, m) \text{ et } j = (n, m-1), \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

La première coordonnée est appelée *population résidente* et la seconde *population mutante*. Il s'agit d'un processus de naissance et de mort bi-dimensionnel tel que les processus $\nu^{0,\sigma}$ et $X\delta_x + Y\delta_y$ ont même loi si $\nu_0^{0,\sigma} = X_0\delta_x + Y_0\delta_y$, $b_1 = b(x)$, $b_2 = b(y)$,

$c_{11} = c(x, x)$, $c_{12} = c(x, y)$, $c_{21} = c(y, x)$ et $c_{22} = c(y, y)$. Cette loi est caractérisée par le vecteur de taux de naissance et la matrice de compétition

$$B = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad C = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} \\ c_{21} & c_{22} \end{pmatrix}.$$

Puisque nous nous intéressons au gradient de fitness en (x, x) (c'est-à-dire lorsque le mutant est *neutre*), nous faisons une analyse locale autour des paramètres $(b, c) = (b_1, c_{11})$ du trait résident. Nous caractérisons les déviations par rapport au cas neutre avec les quatre paramètres $\alpha, \delta, \varepsilon, \lambda$ définis par

$$B = b\mathbf{1} + \begin{pmatrix} 0 \\ \lambda \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad C = c\mathbf{1} - \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \delta & \delta \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \alpha \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 & \varepsilon \\ \varepsilon & 0 \end{pmatrix}, \quad (1.23)$$

où $\mathbf{1}$ désigne une matrice de coefficients tous égaux à 1 de dimension appropriée. Les paramètres $\alpha, \delta, \varepsilon, \lambda$ sont appelés *coefficients de sélection*. Les signes dans les sommes précédentes ont été choisis de telle sorte qu'un coefficient de sélection positif confère un avantage à la population mutante par rapport au cas neutre $\alpha = \delta = \varepsilon = \lambda = 0$. On peut interpréter biologiquement ces coefficients comme suit :

Fertilité (λ) : une valeur de λ positive correspond à une augmentation du taux de naissance.

Défense (δ) : une valeur de δ positive correspond à une plus faible sensibilité des mutants à la compétition exercée par tout autre individu (mutant ou résident).

Agressivité (α) : une valeur de α positive correspond à une plus forte compétition exercée par un mutant sur tout autre individu (mutant ou résident).

Isolation (ε) : une valeur de ε positive correspond à une compétition croisée réduite (pour la valeur maximale $\varepsilon = c$, les deux coordonnées sont indépendantes).

Avec ces notations, nous définissons $u_{n,m} = u_{n,m}(b, c, \alpha, \delta, \varepsilon, \lambda)$ comme la probabilité que X_t atteigne 0 avant Y_t lorsque $(X_0, Y_0) = (n, m)$. Par échangeabilité des individus, il est facile de voir que, dans le cas neutre, $u_{n,m}(b, c, 0, 0, 0, 0) = m/(n + m)$. Le résultat suivant donne un développement limité de $u_{n,m}$ au voisinage de $(\alpha, \delta, \varepsilon, \lambda) = (0, 0, 0, 0)$.

Théorème 1.26 *Pour tout $b, c > 0$ fixés, lorsque $(\alpha, \delta, \varepsilon, \lambda) \rightarrow (0, 0, 0, 0)$, pour tout $n, m \geq 1$,*

$$u_{n,m} = \frac{m}{n + m} + v_{n,m}^\alpha \alpha + v_{n,m}^\delta \delta + v_{n,m}^\varepsilon \varepsilon + v_{n,m}^\lambda \lambda + o(|\alpha| + |\delta| + |\varepsilon| + |\lambda|),$$

où

$$v_{n,m}^\iota = nm g_{n+m}^\iota \quad \text{pour } \iota = \alpha, \delta, \lambda \quad \text{et} \quad v_{n,m}^\varepsilon = nm(n - m) g_{n+m}^\varepsilon,$$

où les fonctions $g^\alpha, g^\delta, g^\varepsilon$ et g^λ dépendent seulement de b, c et de la taille totale de la population initiale $n + m$. Les fonctions $v^\alpha, v^\delta, v^\varepsilon$ et v^λ sont appelées gradients de sélection.

Les fonctions $g^\alpha, g^\delta, g^\varepsilon$ et g^λ peuvent être soit calculées explicitement [P6, Prop. 5.8, 5.9], soit exprimées comme somme d'une série [P6, Prop. 5.11, 5.13]. Quelques indications de preuve de ce résultat sont données en section 1.7.

À l'aide du théorème 1.26, on peut exprimer le gradient de fitness apparaissant dans (1.22) comme suit :

$$\nabla_1 \chi(x, x) = e^{-\theta(x)} (a_\lambda(x) \nabla b(x) - a_\delta(x) \nabla_1 c(x, x) + a_\alpha(x) \nabla_2 c(x, x)),$$

où pour $\iota = \alpha, \delta, \lambda$,

$$a_\iota(x) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n\theta(x)^{n-1}}{(n+1)^2(n-1)!} g_{n+1}^\iota(x).$$

Par exemple, dans le cas où $\mathcal{X} = \mathbb{R}$ et $c(x, y) = \hat{c}((x-y)^2)$ avec $\hat{c}(0) = 1$, on obtient la diffusion canonique suivante

$$dZ_t = \frac{p(Z_t)\Sigma(Z_t)}{2} \left(1 + \frac{4}{b(Z_t)} + \frac{b(Z_t) - 4}{1 - e^{-b(Z_t)}} \right) b'(Z_t) dt \\ + \sigma(Z_t) \sqrt{p(Z_t) \left(\frac{b(Z_t)}{1 - e^{-b(Z_t)}} - 1 \right)} dB_t.$$

1.6.4 Extensions traitées dans [P6, P23]

Dans [P6], la limite des mutations rares et l'équation canonique des dynamiques adaptatives sont établies pour des modèles individu-centrés avec une densité-dépendance générale. De plus, le résultat du théorème 1.26 est établi pour des modèles avec extinction possible ($d(x) \neq 0$), ce qui conduit à introduire un cinquième coefficient de sélection, associé à la survie. L'article [P23] formule les résultats de [P6] pour une densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive (comme ici), et contient une étude numérique des fonctions $a^\iota(x)$.

1.7 Propriétés spectrales de processus de naissance et mort bi-type neutres sans mutations [P19]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P19] en collaboration avec Persi Diaconis et Laurent Miclo.

La motivation de ce travail provient de la preuve du théorème 1.26, où les probabilités de fixation $u_{n,m}$ sont caractérisées comme unique solution bornée du problème $(Qu)_{i,j} = 0$ pour tout $i, j \geq 1$, $u_{i,j} = 0$ si $i = 0$ et $j \geq 1$, et $u_{i,j} = 1$ si $j = 0$ et $i \geq 1$, où la matrice Q est le générateur du processus $((X_t, Y_t), t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathbb{N}^2 \setminus \{(0, 0)\}$. En effectuant un développement limité du générateur et de la probabilité de fixation lorsque $(\alpha, \delta, \varepsilon, \lambda) \rightarrow (0, 0, 0, 0)$ et en identifiant les termes d'ordre 1, on peut prouver [P6, Thm. 5.1] que les gradients de sélection sont l'unique solution à croissance au plus linéaire (en $i + j$) de

$$-(Q_0 v^\iota)_{i,j} = \begin{cases} \frac{ij}{(i+j)(i+j+1)} & \text{si } \iota = \lambda, \\ \frac{ij}{i+j} & \text{si } \iota = \delta, \\ \frac{ij}{(i+j)(i+j-1)} & \text{si } \iota = \alpha, \\ \frac{ij(i-j)}{(i+j)(i+j-1)} & \text{si } \iota = \varepsilon, \end{cases} \quad (1.24)$$

avec les conditions au bord $v_{i,j}^t = 0$ si $i = 0$ ou $j = 0$, où Q_0 est le générateur de (X_t, Y_t) dans le cas neutre, défini pour tout $(i, j) \in \mathbb{N}^2$ par

$$(Q_0 w)_{i,j} = biw_{i+1,j} + bjw_{i,j+1} + ci(i+j-1)w_{i-1,j} + cj(i+j-1)w_{i,j-1} - (i+j)[b+c(i+j-1)]w_{i,j}. \quad (1.25)$$

Ici et dans toute la suite de cette section, lorsqu'interviennent des quantités a priori non définies (comme par exemple dans l'expression précédente $w_{0,-1}$ lorsque $i = j = 0$), elles seront toujours multipliées par des quantités nulles (ici $cj(i+j-1) = 0$). Nous adopterons dans ce cas la convention que les termes correspondants sont nuls.

La résolution explicite des équations de récurrence à deux indices (1.24) est possible grâce à l'observation que les espaces vectoriels

$$\begin{aligned} V_2 &= \{(ij g_{i+j})_{(i,j) \in \mathbb{N}^2} : (g_n)_{n \geq 0} \text{ suite réelle}\} \\ \text{et } V_3 &= \{(ij(i-j) g_{i+j})_{(i,j) \in \mathbb{N}^2} : (g_n)_{n \geq 0} \text{ suite réelle}\} \end{aligned} \quad (1.26)$$

sont stables pour la matrice Q_0 . Puisque les seconds membres de (1.24) sont des éléments de V_2 ou V_3 , on se ramène donc à résoudre des équations récurrentes avec un seul indice, $i+j$, correspondant à la taille totale de la population. Remarquons que le choix de la décomposition (1.23) est fait précisément pour avoir des seconds membres de la forme souhaitée dans (1.24). Il est assez frappant que ces considérations mathématiques donnent des paramètres α , δ , ε et λ avec une interprétation biologique naturelle.

Deux principales questions sont traitées dans [P19]. Premièrement, peut-on construire d'autres espaces vectoriels $(V_d)_{d \geq 2}$ avec la même propriété de stabilité par Q_0 et suffisent-ils à engendrer toute les suites à double indice? Deuxièmement, cette propriété s'étend-t-elle à d'autres chaînes de Markov?

1.7.1 Construction des espaces vectoriels V_d

On considère pour tout $d \geq 0$ le système d'équations

$$\begin{aligned} XP(X+1, Y) + YP(X, Y+1) &= (X+Y+d)P(X, Y) \\ XP(X-1, Y) + YP(X, Y-1) &= (X+Y-d)P(X, Y) \end{aligned} \quad (1.27)$$

où l'inconnue est un polynôme P à deux variables X, Y et à coefficients réels.

Théorème 1.27 (construction des polynômes $P_d(X, Y)$)

- (i) Pour $d = 1$, le système (1.27) admet un espace vectoriel de solutions polynomiales de dimension 2 engendré par $P_1^{(1)}(X, Y) = X$ et $P_1^{(2)}(X, Y) = Y$.
- (ii) Pour $d \geq 0$, $d \neq 2$, le système (1.27) admet un espace vectoriel de solutions polynomiales de dimension 1 engendré par $P_0 = 1$ si $d = 0$, ou

$$P_d(X, Y) = (-X - Y)_d \sum_{k=1}^d \frac{(-d)_k (d-1)_k}{(k-1)! k!} \frac{(-X)_k}{(-X - Y)_k} \quad \text{si } d \geq 2,$$

où $(x)_k = x(x+1) \dots (x+k-1)$ est la factorielle ascendante. Ces polynômes sont de degré d .

(iii) Pour tout $d \geq 2$ et pour tout $i, j \in \mathbb{N}$ tels que $i + j \leq d - 1$, $P_d(i, j) = 0$.

On définit pour tout $d \geq 0$ tel que $d \neq 1$,

$$V_d = \{(P_d(i, j)g_{i+j})_{(i,j) \in \mathbb{N}^2} : (g_n)_{n \geq 0} \text{ suite réelle}\}$$

et pour $d = 1$

$$V_1 = \{(i g_{i+j})_{(i,j) \in \mathbb{N}^2} : (g_n)_{n \geq 0} \text{ suite réelle}\}.$$

Remarquons que

$$\begin{aligned} P_2(X, Y) &\propto XY, & P_3(X, Y) &\propto XY(X - Y), \\ P_4(X, Y) &\propto XY(X^2 - 3XY + Y^2 + 1). \end{aligned}$$

En particulier, la définition précédente pour $d = 2$ et 3 coïncide avec (1.26).

Le théorème suivant établit que chaque espace V_d est stable pour la matrice Q_0 . Il est en fait vrai dans un cadre beaucoup plus général (voir section 1.7.3). Nous allons ici en donner une version pour les processus de naissance et de mort neutres généraux. Soit $(b_n)_{n \geq 0}$ et $(d_n)_{n \geq 0}$ deux suites de \mathbb{R}_+ . On interprète b_n et d_n comme des taux individuels de naissance et de mort dans une population de taille n , ce qui conduit à introduire la matrice de taux de transition $\Pi_0 = (\pi_{nm}^0)_{n,m \in \mathbb{N}}$ définie par

$$\pi_{nm}^0 = \begin{cases} nb_n & \text{si } m = n + 1, \\ nd_n & \text{si } m = n - 1, \\ -n(b_n + d_n) & \text{si } m = n, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

Un processus de Markov à temps continu de générateur Π_0 est donc un processus de naissance et de mort absorbé en 0.

À partir de cette matrice, on construit le générateur d'un processus de naissance et de mort bi-dimensionnel neutre à valeurs dans \mathbb{N}^2 , absorbé dans les ensembles $\mathbb{N} \times \{0\}$, $\{0\} \times \mathbb{N}$ et $\{(0, 0)\}$, obtenu en supposant que la population est divisée en deux sous-populations dont chaque individu a un taux de naissance b_n et un taux de mort d_n lorsque la population totale vaut n . Puisque les taux de transition individuels ne dépendent pas du type de l'individu, la dynamique des deux sous-populations est neutre au sens évolutif. Ceci conduit à définir la matrice de taux de transition $\Pi = (\pi_{(i,j),(k,\ell)})_{i,j,k,\ell \in \mathbb{N}}$ où

$$\pi_{(i,j),(k,\ell)} = \begin{cases} ib_{i+j} & \text{si } k = i + 1 \text{ et } \ell = j, \\ jb_{i+j} & \text{si } k = i \text{ et } \ell = j + 1, \\ id_{i+j} & \text{si } k = i - 1 \text{ et } \ell = j, \\ jd_{i+j} & \text{si } k = i \text{ et } \ell = j - 1, \\ -(i + j)(b_{i+j} + d_{i+j}) & \text{si } k = i \text{ et } \ell = j, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

La matrice Π est égale à la matrice Q_0 définie dans (1.25) pour le choix $b_n = b$ et $d_n = c(n - 1)$.

Enfin, nous introduisons $\tilde{\Pi}_0$ et $\tilde{\Pi}$ les restrictions des matrices Π_0 et Π aux ensembles d'indices \mathbb{N}^* et $(\mathbb{N}^*)^2$ respectivement (obtenues en supprimant les lignes et les colonnes correspondant aux indices 0 et $(\mathbb{N} \times \{0\}) \cup (\{0\} \times \mathbb{N})$ respectivement).

Proposition 1.28 (stabilité des espaces vectoriels V_d)

Pour tout $d \geq 1$, l'espace vectoriel V_d est stable pour Π . De plus, pour $v_{ij} = P_d(i, j)u_{i+j} \in V_d$, on a

$$(\Pi v)_{ij} = P_d(i, j)(\Pi_d u)_{i+j}, \quad \forall i, j \in \mathbb{N}, \quad (1.28)$$

où la matrice $\Pi_d = (\pi_{nm}^d)_{n,m \geq d}$ est définie pour $n, m \geq d$ par

$$\pi_{nm}^d = \begin{cases} (n+d)b_n & \text{si } m = n+1, \\ (n-d)d_n & \text{si } m = n-1, \\ -n(b_n + d_n) & \text{si } m = n, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases}$$

En particulier, à chaque vecteur propre u de Π_d pour la valeur propre λ correspond un vecteur propre $v_{ij} = P_d(i, j)u_{i+j}$ de Π pour la même valeur propre. De plus, si $d \geq 2$, v est aussi vecteur propre de $\tilde{\Pi}$ pour la valeur propre λ .

Notons que le membre de droite de (1.28) est bien défini d'après le théorème 1.27 (iii).

1.7.2 Cas des espaces d'état finis et des opérateurs compacts

À la vue du résultat précédent, il est naturel de se demander si les espaces V_d engendrent l'espace vectoriel des suites à deux indices et si tous les vecteurs propres de Π sont de la forme (1.28) pour $d \geq 0$. Une réponse positive peut être apportée dans deux cas : premièrement, le cas où le processus de naissance et de mort est à valeurs dans un espace fini et deuxièmement, le cas où la matrice Π_0 définit un opérateur compact pour une norme naturelle.

Nous commençons par étudier le cas où l'espace d'état est fini. Supposons qu'il existe $N \geq 1$ tel que $b_N = 0$. On considère la restriction de la matrice Π à l'ensemble d'indices

$$\mathcal{T}_N = \{(i, j) \in \mathbb{N}^2 : i + j \leq N\}, \quad (1.29)$$

toujours notée Π par abus de notation. De même, on identifiera pour tout $d \geq 0$ les éléments de V_d avec leur restriction à \mathcal{T}_N .

Théorème 1.29 (cas fini)

Tous les vecteurs propres de la matrice Π sont des éléments de V_d pour $d \geq 0$, sauf éventuellement des combinaisons linéaires de tels vecteurs propres en cas de valeur propre multiple.

Nous retournons maintenant au cas des espaces d'indices infinis (\mathbb{N} pour la matrice Π_0 et \mathbb{N}^2 pour la matrice Π) et nous supposons que $b_n > 0$ et $d_n > 0$ pour tout $n \geq 1$. Nous allons considérer l'extension naturelle du cas d'une matrice finie, c'est-à-dire le cas d'un opérateur compact pour une norme appropriée. Dans le cas des processus de naissance et de mort, un espace naturel est celui des suites L^2 pour la mesure réversible. Ici, la chaîne de générateur Π_0 est absorbée, donc non réversible, mais la restriction $\tilde{\Pi}_0$ de Π_0 à \mathbb{N}^* l'est (même si la matrice $\tilde{\Pi}_0$ n'est plus markovienne) par rapport à la mesure $\mu = (\mu_k)_{k \geq 1}$ définie par

$$\mu_k = \frac{1}{k} \frac{b_{k-1} \dots b_1}{d_k \dots d_2}, \quad \forall k \in \mathbb{N}^*.$$

On vérifie alors facilement que $\tilde{\Pi}$ est réversible par rapport à $\nu = (\nu_{ij})_{i,j \geq 1}$, où

$$\nu_{ij} = \frac{i+j}{ij} \mu_{i+j}, \quad \forall (i, j) \in (\mathbb{N}^*)^2.$$

Théorème 1.30 (cas compact)

Supposons que $\tilde{\Pi}_0$ est compact dans $L^2(\mathbb{N}^*, \mu)$. Alors $\tilde{\Pi}$ est compact dans $L^2((\mathbb{N}^*)^2, \nu)$ et il existe une base orthonormée de vecteurs propres de $\tilde{\Pi}$ éléments de $\cup_{d \geq 2} V_d$. De plus, il existe une famille de vecteurs propres de Π de la forme

$$\{1\} \cup \left\{ \left(i u_{i+j}^{1,\ell} \right)_{i,j \geq 0}, \left(j u_{i+j}^{1,\ell} \right)_{i,j \geq 0} \right\}_{\ell \geq 1} \cup \bigcup_{d \geq 2} \left\{ \left(P_d(i, j) u_{i+j}^{d,\ell} \right)_{i,j \geq 0} \right\}_{\ell \geq 1}$$

qui est une base de

$$V := \left\{ v \in \mathbb{R}^{\mathbb{N}^2} : v_{ij} = a + \frac{i}{i+j} v_{i+j}^{(1)} + \frac{j}{i+j} v_{i+j}^{(2)} + v_{ij}^{(3)} \mathbb{1}_{i \geq 1, j \geq 1}, \right. \\ \left. a \in \mathbb{R}, v^{(1)}, v^{(2)} \in L^2(\mathbb{N}^*, \mu) \text{ et } v^{(3)} \in L^2((\mathbb{N}^*)^2, \nu) \right\}$$

au sens où pour tout $v \in V$, il existe un unique $a \in \mathbb{R}$ et trois uniques suites $(\alpha_\ell)_{\ell \geq 1}$, $(\beta_\ell)_{\ell \geq 1}$ et $(\gamma_{d\ell})_{d \geq 2, \ell \geq 1}$ tels que

$$v_{ij} = a + \sum_{\ell \geq 1} \alpha_\ell i u_{i+j}^{1,\ell} + \sum_{\ell \geq 1} \beta_\ell j u_{i+j}^{1,\ell} + \sum_{d \geq 2, \ell \geq 1} \gamma_{d\ell} P_d(i, j) u_{i+j}^{d,\ell}, \quad (1.30)$$

où $\sum_\ell \alpha_\ell k u_k^{1,\ell}$ et $\sum_\ell \beta_\ell k u_k^{1,\ell}$ convergent dans $L^2(\mathbb{N}^*, \mu)$ et $\sum_{d,\ell} \gamma_{d\ell} P_d(i, j) u_{i+j}^{d,\ell}$ converge dans $L^2((\mathbb{N}^*)^2, \nu)$.

L'espace V de ce théorème n'est a priori pas un espace L^2 , ni l'ensemble de toutes les suites indicées par \mathbb{N}^2 , mais il contient toutes les suites $(v_{ij})_{i,j \in \mathbb{N}}$ nulles pour $(i, j) \notin \mathcal{T}_N$ pour un certain $N \geq 1$.

Lorsqu'on peut l'appliquer, ce théorème montre que tout problème du type (1.24) admet généralement une unique solution appartenant à V_2 (ou V_3 dans le cas où $\iota = \varepsilon$). Il valide donc la procédure utilisée pour prouver le théorème 1.26 pour des modèles plus généraux. Il permet également d'étendre le principe de l'étude de la section 1.6.3 à d'autres questions pouvant se mettre sous la forme $(Q_0 w)_{ij} = f(i, j)$, par exemple le calcul des dérivées secondes (ou supérieures) de la probabilité de fixation u du théorème 1.26 au point (x, x) . Le problème revient alors à prouver que $f(i, j) \in V$ et à obtenir sa décomposition sous la forme (1.30). L'expression de w s'obtient alors en utilisant le fait que $(i u_{i+j}^{1,\ell})_{i,j \geq 0}$, $(j u_{i+j}^{1,\ell})_{i,j \geq 0}$ et $(P_d(i, j) u_{i+j}^{d,\ell})_{i,j \geq 0}$ sont des vecteurs propres de Π .

1.7.3 Extensions traitées dans [P19]

Les résultats précédents s'appliquent en fait à n'importe quelle chaîne de Markov bi-type (sur \mathbb{N}^2) neutres sans mutation, et où chacune des coordonnées est absorbée en 0. En outre, ces résultats s'appliquent aussi bien aux matrices de transition de chaînes de Markov à temps discret qu'aux générateurs de chaînes de Markov à temps

continu. Le cas des diffusions bi-dimensionnelles neutres sans mutation et où chaque coordonnée est absorbée en 0 est également traité dans [P19]. Les conséquences de ces résultats sur les vecteurs et valeurs propres de Dirichlet de $\tilde{\Pi}$ dans $(\mathbb{N}^*)^2 \setminus \mathcal{T}_N$ pour tout $N \geq 1$ sont ensuite étudiées.

L'article [P19] se termine par l'application de ces résultats au comportement quasi-stationnaire de chaînes de Markov neutres bi-types finies. Rappelons quelques définitions de base de la théorie des distributions quasi-stationnaires (voir par exemple [252, 51] pour plus de détails). Si $(Z_t, t \geq 0)$ est un processus de Markov absorbé dans un sous-ensemble ∂ de son espace d'état, une mesure de probabilité α sur l'espace d'état de Z_t est appelée *distribution quasi-stationnaire* si pour tout $t \geq 0$, la loi de Z_t conditionnellement à $\{Z_t \notin \partial\}$ est α lorsque Z_0 est distribué selon α . En outre, une distribution quasi-stationnaire α est appelée limite de Yaglom lorsque pour toute condition initiale déterministe $Z_0 = x$, la loi de Z_t conditionnellement à $\{Z_t \notin \partial\}$ converge étroitement vers α lorsque $t \rightarrow +\infty$.

Pour le processus $Z_t = (X_t, Y_t)$ sur \mathbb{N}^2 de générateur infinitésimal Π , au moins deux comportements quasi-stationnaires peuvent être étudiés, ou bien conditionnellement à la non-extinction de chaque espèce ($\partial = \mathbb{N} \times \{0\} \cup \{0\} \times \mathbb{N}$), ou bien conditionnellement à la non-extinction de la population totale ($\partial = \{(0, 0)\}$). Dans le cas d'un espace d'état fini, l'article [P19] caractérise les distributions quasi-stationnaires et la limite de Yaglom (quand elle existe) dans ces deux cas comme des vecteurs propres de la matrice Π . Un corollaire montre qu'au voisinage de la neutralité, il n'y a jamais coexistence dans la limite de Yaglom d'une chaîne de Markov bi-type sans mutations à valeurs dans \mathcal{T}_N conditionnellement à la non-extinction de la population totale.

Dans le cas d'une densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive, c'est-à-dire lorsque $b_n = b$ et $d_n = c(n-1)$, l'opérateur $\tilde{\Pi}_0$ n'est pas compact dans $L^2(\mathbb{N}^*, \mu)$, donc le théorème 1.30 ne s'applique pas, mais il s'applique dès que $\tilde{\Pi}_0$ est un opérateur de Hilbert-Schmidt, c'est-à-dire si $\sum_{n \geq 1} n^2(b_n^2 + d_n^2) < \infty$. Cette condition n'est pas réaliste biologiquement dans un modèle en temps continu. Cependant, lorsque l'on transpose ces résultats à des modèles en temps discret, on obtient des conditions beaucoup plus réalistes (cf. [P19, Ex. 1]). Il est donc souhaitable d'étendre le théorème 1.30 à d'autres hypothèses, par exemple le cas où $\tilde{\Pi}_0$ est à résolvante compacte. Il n'est cependant pas clair dans ce cas que $\tilde{\Pi}$ soit à résolvante compacte, point crucial dans la preuve. Cette question est pour le moment ouverte.

1.8 Travaux en cours, perspectives

Dans cette partie, nous désignerons par *approche PES* l'approche probabiliste en dynamique adaptative, qui fait l'objet de la section 1.4, et par *approche EDP* l'approche déterministe en dynamique adaptative, qui fait l'objet de la section 1.5.

1.8.1 Extension des résultats sur le PES, l'équation canonique et le critère de branchement évolutif

Plusieurs extensions plus ou moins directes des théorèmes 1.9, 1.11 et 1.13 de l'approche PES peuvent être envisagées.

Autres densité-dépendances : L'hypothèse 1.2 conduit à des propriétés très fortes des systèmes dynamiques déterministes gouvernant la compétition entre traits (proposition 1.4), propriétés qui n'ont aucune raison d'être vérifiées lorsque le noyau de compétition $c(\cdot, \cdot)$ n'est pas symétrique ou positif, ou plus généralement pour d'autres densité-dépendances. L'obstacle principal à la construction du PES est alors la caractérisation du comportement en temps grand des systèmes d'EDO décrivant la compétition entre trait mutant et trait(s) résident(s). Par exemple, plusieurs extensions du PES et de l'équation canonique à des modèles avec une structure d'âge ont été obtenues [249, 250]. Pour une densité-dépendance quelconque, un certain nombre de phénomènes peuvent se produire, depuis l'apparition de cycles limites ou de comportements chaotiques, jusqu'à l'extinction du trait mutant pourtant invasif (*the resident strikes back* [128, 127]) voire l'extinction totale de la population après l'invasion d'un mutant (*evolutionary suicide* [141, 79]). Un principe biologique général veut que, lorsque les mutations sont suffisamment petites, l'invasion d'un trait mutant implique sa fixation, au sens où le trait lui ayant donné naissance s'éteint, sauf éventuellement au voisinage de singularités évolutives. Ce principe a été démontré seulement pour certains modèles [128, 127]. Un autre principe biologique appelé *principe d'exclusion* veut que des traits trop proches ne peuvent pas coexister [255]. Pour toutes ces raisons, la convergence du modèle individu-centré vers le PES est certainement un problème difficile en toute généralité. Cependant, afin d'étudier la convergence vers l'équation canonique et le branchement évolutif, il n'est pas nécessaire de construire le PES pour tout temps puisque seules des propriétés de comportement de systèmes dynamiques avec un petit nombre de traits proches sont nécessaires, ce qui permet d'envisager d'établir un résultat général combinant les théorèmes 1.9, 1.11 et 1.13, comme suggéré dans [256] et [92].

Traits multi-dimensionnels et équation canonique : L'hypothèse 1.8.1 (espace des traits uni-dimensionnel) est cruciale pour établir les théorèmes 1.11 et 1.13. Pour l'équation canonique, il semble possible de contourner cette hypothèse puisque la seule difficulté est la coexistence possible de deux traits loin des singularités évolutives du fait d'une mutation dans une direction orthogonale au gradient de fitness. Il est possible de montrer qu'une telle mutation ne se produit qu'avec une probabilité de l'ordre de σ à chaque mutation, et que la probabilité d'invasion d'une telle mutation est de l'ordre de σ^2 . On s'attend donc, avec grande probabilité, à ce qu'il n'y ait jamais coexistence loin des singularités évolutives sur l'échelle de temps de l'équation canonique. L'extension du théorème 1.11 au cas $\ell \geq 2$ est donc envisageable.

Traits multi-dimensionnels et branchement : Concernant le branchement évolutif, le problème est beaucoup plus difficile lorsque $\ell \geq 2$, puisque la fonction de fitness $f(z; x, y)$ n'admet en général pas de développement limité à l'ordre 2 au voisinage de (x^*, x^*, x^*) avec x^* singularité évolutive [92]. Or ce développement limité est le point clé de la preuve du théorème 1.13 lorsque $\ell = 1$. Des approches pour analyser ces singularités sont proposées dans [92].

Après le premier branchement évolutif : Le principe de l'étude du PES suggère qu'après le premier branchement évolutif, les deux traits qui coexistent évoluent selon une extension de l'équation canonique avec deux traits qui coexistent

[256, P3]. Il peut alors y avoir convergence vers une singularité évolutive avec deux traits qui coexistent, ou extinction progressive de l'une des deux traits [131, 178], ou même des dynamiques dans l'espace des traits plus compliquées (par exemple cycliques [179, 74]). Dans le premier cas, un nouveau branchement évolutif peut se produire, conduisant à la coexistence de trois traits, qui évoluent ensuite selon une nouvelle équation canonique, et ainsi de suite. L'étude mathématique rigoureuse de ces phénomènes est encore ouverte, mais peut s'étudier avec les outils développés dans la section 1.4. La proposition 1.4 fournit le cadre le plus simple pour mener à bien l'étude de l'équation canonique et du branchement évolutif en cas de multiple coexistence. Le cas du branchement évolutif nécessite une étude fine des échelles de temps de branchement, notamment pour déterminer quel trait branche le premier lorsque plusieurs traits le peuvent.

Les trois limites simultanées : L'ordre des différentes échelles de l'approche PES (grande population, mutations rares, mutations petites) appelle quelques remarques. Tout d'abord, la limite de grande population seule conduit à l'EDP (1.12), base de l'approche EDP. Pour l'approche PES, il est indispensable de combiner une limite de grande population avec celle des mutations rares, puisque cette dernière seule conduirait à l'extinction de la population avant même la première mutation. De plus, le PES puis l'équation canoniques sont obtenues successivement en appliquant les limites séparément. Si l'on raisonne directement au niveau du modèle individu-centré, il se pourrait qu'il soit nécessaire de prendre une population extrêmement grande et des mutations extrêmement rares afin de pouvoir observer une dynamique proche de l'équation canonique. Cette situation serait biologiquement irréaliste. Pour cette raison, il est souhaitable d'étudier l'application simultanée des trois échelles sur le modèle individu-centré, afin de déterminer précisément la gamme de paramètres conduisant à l'équation canonique et au branchement évolutif. Une telle étude permettra également de déterminer précisément l'échelle de temps du branchement évolutif. Cette question nécessite une analyse très fine de la compétition entre deux ou trois traits proches, sur une échelle de temps plus longue que pour le théorème 1.9, qui ne peut être obtenue par une simple comparaison avec des processus de branchement. Ce travail est en cours, en collaboration avec Anton Bovier et Martina Baar (Univ. Bonn).

1.8.2 Controverses biologiques en dynamique adaptative

En 2005, un numéro spécial de *Journal of Evolutionary Biology* consacré aux dynamiques adaptatives comportait un article critique décrivant les hypothèses et les outils de cette théorie [343], ainsi que des articles des chercheurs de cette communauté. Les controverses évoquées dans ce journal sur la théorie de la dynamique adaptative suggèrent plusieurs questions mathématiques susceptibles d'aider à cerner la pertinence de diverses objections. Voici tout d'abord les principales critiques émises dans [343].

Fitness régulière : La théorie de la dynamique adaptative suppose que la fonction de fitness est régulière sur l'espace des phénotypes. Or, du fait de la complexité de l'application qui associe le phénotype au génotype (la plupart des mutations

ont un effet drastique, souvent délétère, sur les phénotypes), on s'attend à ce que l'espace des phénotypes soit de grande dimension que la fonction de fitness soit irrégulière. La réponse habituelle en dynamique adaptative est que les mutations ayant un grand effet sur la fitness sont en général très délétères et produisent des individus non viables ou ne pouvant se reproduire. De tels mutant doivent simplement être exclus de l'espace des phénotypes.

Continuum de mutations : L'approche PES étant basée sur une analyse de petites mutations, l'espace des traits doit être un continuum afin de pouvoir définir un scaling des mutations. Or le phénotype est fonction du génotype, donc discret. La réponse est classique : il y a certes un nombre fini de génotypes, mais un nombre tellement gigantesque que rien n'empêche d'en faire l'approximation par un continuum, pour peu qu'il existe des mutations ayant des petits effets phénotypiques. Cette question est un débat ancien toujours non tranché. En outre, l'expression des gènes ayant une part d'aléa, les phénotypes associés à un même génotype peuvent prendre un très grand nombre de valeurs.

Petites mutations : De nouveau, cette hypothèse est inhérente à l'approche PES. Elle est sujette à débat puisque bon nombre d'organismes vivants (par exemple les virus) subissent fréquemment des mutations ayant de grands effets sur leur fitness. Il s'agit là aussi d'un débat classique en biologie qui n'est toujours pas tranché. La réponse dépend certainement fortement des espèces.

La dérive génétique est négligée : Rappelons que la dérive génétique regroupe l'aléa dans une dynamique évolutive dû à la prépondérance des mutations presque neutres qui se fixent dans la population par pure chance. À cause de la limite de grande population appliquée dès le début, cet aspect est absent de l'approche PES. Il s'agit là encore d'un débat ancien en génétique des populations, entre *théorie neutraliste* et *théorie sélectionniste* [174].

Mutations rares : L'approche PES suppose que les mutations sont très rares, comme l'indique l'hypothèse (1.7). Il s'agit d'une objection plus sérieuse, car le taux de mutation moléculaire est relativement bien connu et implique généralement plusieurs substitutions de nucléotides par génération. La réponse en dynamique adaptative exploite le fait que seules les mutations ayant une influence phénotypique et produisant des individus viables capables de se reproduire doivent être prises en compte. Puisque seule une petite fraction de l'ADN code pour des protéines et que beaucoup de mutations produisent des protéines non fonctionnelles, et donc des individus non viables, il n'est pas déraisonnable de supposer les mutations rares, mais sans doute pas autant que nécessaire pour pouvoir appliquer le théorème 1.9.

Reproduction sexuée : Cette dernière critique est la principale, car c'est celle qui touche le plus directement à la question fondamentale de la biologie évolutive des *modes de spéciation*. Un assez large consensus admet que la plupart des apparitions d'espèces résultent d'une *spéciation allopatrique*, c'est-à-dire d'une séparation de l'espèce mère en deux sous-populations isolées géographiquement (suite à une émigration, à l'apparition d'une chaîne de montagne ou d'une île, ou plus récemment aux activités humaines). Mais la part d'autres modes de spéciations, dont la *spéciation sympatrique* qui se produit au sein d'un même milieu géographique [340], reste controversée [331]. Ce phénomène est suspecté

de s'être produit chez certaines espèces [308, 112, 235]. La théorie des dynamiques adaptatives a suscité un regain d'intérêt pour la spéciation sympatrique puisque le branchement évolutif peut être considéré comme une phase initiale de spéciation. L'objection principale est que l'approche PES suppose une reproduction asexuée, alors que la notion de spéciation se définit plutôt dans des populations sexuées. Certaines études numériques de modèles individu-centrés sexués ont visé à déterminer les conditions nécessaires au branchement évolutif dans des populations sexuées [78, 182, 178, 333], mais elles montrent toutes qu'un mécanisme d'isolement reproducteur est nécessaire pour éviter la production continue d'individus hybrides de traits intermédiaires. Des exemples de mécanismes d'isolement reproducteur sont *l'appariement assortatif*, c'est-à-dire la préférence de partenaires sexuels ayant des traits semblables, *l'évolution de la dominance*, de telle sorte que les hybrides ont une fitness plus basse, ou la *plasticité phénotypique*, c'est-à-dire la transmission de caractères non codés par le génôme. La controverse porte sur le réalisme et la fréquence de ces ingrédients supplémentaires chez les espèces vivantes.

Ces critiques suggèrent des questions mathématiques pouvant éclairer le débat.

Fitness régulière, continuum de mutations et petites mutations : Ces critiques sont inhérentes à l'approche PES, basée sur une analyse locale de l'évolution au voisinage d'une population monomorphique. Se passer de ces hypothèses nécessite de changer radicalement d'approche et de modèles (par exemple une approche de physique statistique [90]). Nous n'aborderons pas ces perspectives dans ce mémoire.

La dérive génétique est négligée : L'étude de la diffusion canonique de la section 1.6 est une première tentative pour inclure la dérive génétique à l'approche PES. Deux critiques peuvent lui être faites : le modèle de base, à cause de l'absence d'extinction de la population, est irréaliste, et le branchement évolutif est absent de la diffusion canonique. La première objection peut être résolue en étudiant la limite des mutations rares en population finie conditionnellement à la non-extinction (voir la section 1.8.5 ci-dessous). La seconde objection est assez délicate à résoudre, puisque le branchement évolutif du théorème 1.13 nécessite que la population reste longtemps proche d'une singularité évolutive, ce que ne peut pas faire une diffusion. Une première approche consisterait à supposer que la compétition n'a lieu qu'entre individus de traits proches et à introduire un scaling approprié de l'espace des traits. Une autre possibilité consisterait à ajouter une structure spatiale de métapopulation au modèle afin de permettre une séparation géographique d'une population. Une collaboration avec Amaury Lambert (UPMC) a été initiée sur le sujet. Une autre approche pourrait être de considérer des modèles d'EDPS combinant la dérive génétique à l'approche EDP, dans laquelle le branchement évolutif se produit beaucoup plus rapidement.

Mutations rares : Deux approches peuvent être envisagées pour répondre à cette critique : l'étude de la limite des petites mutations seules et l'étude de la limite des mutations avantageuses rares. La première approche, proposée dans [254], escamote la limite de mutations rares. De nouveau, pour éviter l'extinction de la population avant qu'une évolution significative soit observée, il faut combiner

cette limite avec celle de grande population. Puisqu'un très grand nombre de traits différents doivent coexister simultanément, il faut utiliser des méthodes différentes, exploitant le fait que ces traits doivent se concentrer autour d'un petit nombre de traits distincts, dont les densités doivent être proches de l'équilibre stable du système de Lotka-Volterra (1.5) correspondant. On s'attend à avoir une évolution déterministe semblable à l'équation canonique loin des singularités évolutives. La difficulté principale est l'étude du branchement évolutif, évidemment beaucoup plus complexe dans ce cas. Une telle étude serait intermédiaire entre l'approche du PES et l'approche EDP, et permettrait également de supprimer l'inconvénient biologique principal de l'approche EDP, où des traits avec une densité exponentiellement faible peuvent quand même avoir une influence macroscopique sur l'évolution future de la population.

La seconde approche se base sur l'observation que, si les mutations neutres ou légèrement désavantageuses sont fréquentes dans les espèces vivantes, en revanche, les mutations avantageuses sont rares. Or, le PES décrit précisément une dynamique évolutive gouvernée uniquement par les mutations avantageuses. On peut donc chercher à étendre le PES à des situations où un grand nombre de mutations neutres ou désavantageuses imposent de remplacer les masses de Dirac du PES par des distributions étalées, et où ces distributions évoluent par sauts sur une échelle de temps longue de mutations avantageuses. La distinction entre mutations avantageuses et désavantageuses est cependant délicate au niveau des phénotypes, puisque cette notion dépend du paysage de fitness, et que celui-ci ne permet de définir une relation d'ordre sur les traits correspondant à l'avantage sélectif que dans des cas particuliers (typiquement, la dynamique du réplicateur [155]). Il est donc plus naturel de considérer une extension du modèle individu-centré de la section 1.2 mêlant génotypes et phénotypes, où il est plus facile d'introduire des mutations avantageuses rares, par exemple en supposant un effet additif d'un nombre dénombrable de gènes (avec effets sommables) et des mutations fréquentes uniformes sur un grand sous-ensemble de gènes. Seules les mutations sur les premiers gènes auront un alors grand effet sur les phénotypes.

Reproduction sexuée : Même s'il s'agit d'un problème biologiquement important, l'analyse mathématique de la dynamique adaptative de populations sexuées est encore un sujet largement ouvert (à l'exception notable de [52]) d'une part à cause de la difficulté du problème, et d'autre part car il n'y a pas de consensus sur un modèle réaliste combinant génotypes et phénotypes. La difficulté principale est la prise en compte de mécanismes d'isolement reproducteur dans un critère de branchement, afin de quantifier le réalisme du phénomène de branchement évolutif chez les espèces sexuées. Une population sexuée en branchement évolutif est susceptible de comporter un grand nombre de traits (à cause des hétérozygotes). Pour cette raison, une étude par mutations rares seules pourrait être délicate, mais on peut espérer que l'approche par mutations petites seules décrite ci-dessus puisse fournir des outils pour l'analyse de cette question.

Épigénétique : L'épigénétique regroupe l'ensemble des mécanismes de régulation de l'expression des gènes, influencés par l'environnement et l'histoire individuelle, et transmis d'une génération à l'autre sans modification de l'ADN. Ces caractères transmissibles non génétiques peuvent être une manière de favoriser et d'accélérer

le branchement évolutif. L'approche par mutations petites décrite ci-dessus peut fournir des outils pour étudier un modèle d'épigénétique avec petites modifications des caractères génétiques ou non transmis d'une génération à l'autre. Une collaboration avec Régis Ferrière (Univ. Arizona et ENS Paris) a débuté sur ce thème, pour des interactions hôtes-pathogènes.

1.8.3 Questions ouvertes sur l'approche EDP

Unicité et caractérisation de la limite : Il s'agit d'une faiblesse de la théorie actuelle des équations de Hamilton-Jacobi avec contrainte apparaissant en dynamique adaptative, puisqu'aucun critère général n'est connu (voir [15, 277, 260] pour des cas particuliers). Cette question est pourtant cruciale pour caractériser le branchement évolutif et pour l'analyse des schémas d'approximation de la solution de l'équation de Hamilton-Jacobi. En collaboration avec Pierre-Emmanuel Jabin (Univ. Maryland), nous étudions l'unicité dans un modèle sans mutation (le paramètre β de (1.13) est nul).

Une autre approche est possible à l'aide d'une interprétation probabiliste de u_ε , soit à la manière de Freidlin [118, 119], soit à l'aide de diffusions branchantes (voir section 5.3.4). Dans les deux interprétations probabilistes, la dépendance au paramètre ε suggère une étude par grandes déviations. L'objectif est de donner une caractérisation variationnelle de la limite qui étende la caractérisation des équations de Hamilton-Jacobi classiques en terme de contrôle déterministe (cf. [12, Ch. 5]).

Le cas d'un espace de traits fini : Grâce à l'interprétation en terme de grandes déviations, il est possible de formuler un problème équivalent à (1.13) sur un espace de traits fini. On obtient alors un système d'EDO paramétré par ε dont on peut espérer caractériser la limite lorsque $\varepsilon \rightarrow 0$ plus facilement, afin de mieux comprendre le cas général. Une partie de ce travail est l'objet d'une collaboration avec Laurent Miclo (Univ. Toulouse).

Modèles spatiaux : L'étude mathématique de la spéciation doit tenir compte de l'influence de l'espace. Là encore, très peu d'études mathématiques de la dynamique adaptative d'une population spatialement structurée existent [29, 223]. Une étude préliminaire (aussi bien pour l'approche EDP que pour l'approche par le PES) est celle de la compétition entre plusieurs traits dans un système d'EDP avec diffusion spatiale, extension naturelle du système d'EDO (1.5). Une collaboration avec Sten Madec (Univ. Tours) est en cours pour des modèles de type chémostat spatialisés avec une forte diffusion spatiale, faisant suite à ses travaux récents sur le sujet [40].

1.8.4 Extension des propriétés spectrales de [P19]

En plus de la question ouverte sur les opérateurs à résolvante compacte mentionnée en section 1.7.3, deux autres perspectives à l'article [P19] sont envisagées.

Cas multidimensionnel : En utilisant un cas limite des polynômes de Hahn utilisés dans [170] (voir aussi [91]), il est envisageable d'étendre les résultats de [P19] à des chaînes de Markov en dimension quelconque.

Modèles neutres diploïdes : Le développement limité de la probabilité de fixation de [P6] et l'analyse spectrale de [P19] ont été récemment étendus à des modèles neutres diploïdes par Camille Coron [57, 58]. La structure spectrale est plus complexe et semble impliquer des paires de polynômes formant des espaces stables engendrés par des polynômes, qu'il s'agit de caractériser.

1.8.5 Distributions quasi-stationnaires

Les perspectives décrites ici sont liées à l'article [P19], mais également à l'article [P8] non décrit dans ce mémoire. Elles font toutes l'objet de travaux en cours avec Denis Villemonais (Univ. Lorraine) et concernent l'étude des distributions quasi-stationnaires et des limites de Yaglom définies dans la section 1.7.3. L'étude de l'existence de ces notions et leur caractérisation est un sujet très ancien [63, 310, 64, 113]. Les dynamiques de populations en dimension 1 ont été étudiées par de nombreux auteurs [43, 332, 172, 108, 171, 156, 265, 135, 242]. Des dynamiques de populations structurées semblables au modèle individu-centré de la section 1.2.1 ont également été récemment étudiées [49]. Le cas des diffusions a également été étudié en dimension un [241, 41] et deux [42].

Convergence exponentielle vers la limite de Yaglom : La plupart des précédents articles utilisent une approche spectrale pour justifier l'existence d'une distribution quasi-stationnaire (voir également [228]). La classe des modèles auxquels ces méthodes s'appliquent est souvent restreinte, typiquement des processus de Markov réversibles par rapport à une mesure invariante. C'est généralement le cas des dynamiques de population en dimension 1, mais pas en dimension supérieure (comparer les hypothèses de [41] et [42]). Pour cette raison, des critères plus probabilistes d'existence et de convergence vers les distributions quasi-stationnaires sont souhaitables. Or, de tels critères sont bien connus pour les processus de Markov irréductibles [258], et certains d'entre eux, comme la condition de Doeblin [87, 89] ou le coefficient d'ergodicité de Dobrushin [85], sont de nature probabiliste. Ce projet de recherche vise à étendre ces critères d'ergodicité aux processus conditionnés. Parmi les applications possibles, nous envisageons l'extension au cas des équations de Langevin des résultats de [205] sur les algorithmes de simulation parallèle de dynamiques moléculaires. En effet, ces résultats sont seulement établis pour des EDS uniformément elliptique (*overdamped Langevin*), alors que les modèles naturels en dynamique moléculaire sont des diffusions de Langevin, hypoelliptiques.

Le cas réductible, application au cliquet de Muller : Dans le cas où la restriction de la matrice de transition aux états non absorbés est réductible, les critères précédents ne s'appliquent pas en général. L'extension de ces critères à des cas réductibles est cependant souhaitable puisque les modèles de compétition entre plusieurs espèces comme ceux de la section 1.7 sont importants aussi bien en écologie qu'en génétique des populations. L'exemple du cliquet de Muller, c'est-à-dire la fixation successive de mutations délétères dans une population, est fondamental en biologie de la conservation. La distribution quasi-stationnaire permettrait de caractériser le nombre de mutations délétères pouvant se fixer dans une population sans modifier fortement sa capacité de survie à long terme.

Populations finies conditionnées à la non-extinction : L'approche de la section 1.6 pour l'étude de la dynamique adaptative en population finie souffre de l'irréalisme d'un modèle où l'extinction totale de la population est impossible. Comme mentionné en section 1.8.2, on peut étudier la dynamique adaptative d'une population finie avec extinction possible conditionnellement à la non-extinction. L'hypothèse de mutations rares ne permet pas dans ce cas de simplifier le modèle, puisque le conditionnement à la non-extinction a pour effet de forcer très rapidement l'apparition de mutants avantageux. Cependant, une fois un trait optimal en terme de survie atteint, des mutations délétères peuvent apparaître malgré le conditionnement à la non-extinction. Le problème devient alors semblable au précédent (sur le cliquet de Muller). Une étude dans la limite des mutations petites seules est également possible.

Temps rétrograde pour des processus conditionnés à la non-absorption :

Il est bien connu qu'un processus de Markov stationnaire en temps rétrograde est un nouveau processus de Markov stationnaire (cf. par exemple [7]). Cette propriété doit s'étendre aux processus de Markov absorbés issus d'une distribution quasi-stationnaire. Un tel résultat aurait des implications biologiques, puisqu'il permettrait d'étudier la dynamique vers l'extinction d'une (ou plusieurs) espèce(s) actuellement éteinte(s) et dont on sait qu'elle(s) étai(en)t encore non éteinte(s) à une date passée.

Approche par pénalisation : La loi du Q -processus d'un processus de Markov absorbé $(X_t, t \geq 0)$ s'obtient comme limite lorsque $t \rightarrow +\infty$ de la loi du processus X conditionné à être absorbé après la date t . Il s'agit donc d'un processus obtenu par *pénalisation* au sens de [303]. Un grand nombre d'autres pénalisations produisant des processus non-absorbés sont possibles, par exemple en pénalisant par des fonctionnelles du type $M_t := f(X_t) \exp\left(\int_0^t g(X_s) ds\right)$ avec $f(0) = 0$ ou $g(0) = 0$ et $f, g \geq 0$. Pour étudier les cas où ces pénalisations donnent un processus différent du Q -processus, il est possible de caractériser l'espérance de M_t à l'aide de diffusions branchantes (voir section 5.3.4), dont le comportement asymptotique (cf. [9]) permet de caractériser la loi du processus pénalisé.

Chapitre 2

Modèles individu-centrés en écologie

2.1 Introduction

Avant d'être utilisés en dynamique adaptative comme dans le chapitre précédent, les modèles individu-centrés ont d'abord été introduits en écologie comme outil pour décrire des interactions locale ou des phénomènes complexes au niveau individuel [67, 267, 347, 268, 348, 86, 136, 152]. Les études écologiques utilisant des modèles individu-centrés sont principalement numériques, et les modèles sont pour la plupart posés dans un espace discret comme des systèmes de particules en interaction en temps discret ou continu [267, 347, 268, 348], et plus rarement en espace continu [86, 152].

Plus récemment, on a commencé à se servir en écologie des modèles individu-centrés à des fins d'analyse de dynamiques de populations spatialisées, principalement dans deux directions : premièrement, en écrivant des équations de moments pour ces modèles et en utilisant une fermeture *ad hoc* suivant les problème afin de se ramener à une étude de systèmes d'EDO (le plus souvent pour des modèles individu-centrés en espace continu [245, 21, 23, 203, 204, 247, 33, 22]), et deuxièmement en construisant des modèles approchés plus simples obtenus en faisant des scalings de paramètres démographiques, temporels ou spatiaux (voir par exemple [94, 95] pour les modèles individu-centrés en espace discret et [117, 329, 251, P4, P7, P9, P18, P22] en espace continu).

Si les fermetures de moments sont très heuristiques et difficiles à justifier en pratique [117], plusieurs approches mathématiques permettent d'étudier les scalings de paramètres sur les modèles individu-centrés. Les contributions de ce chapitre portent sur ce type de questions. Comme dans le chapitre précédent, nous allons formuler nos résultats pour des modèles avec densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive, même si certaines des contributions de ce chapitre se placent dans un cadre plus général. Le modèle de base de ce chapitre est donc celui décrit dans la section 1.2.1 du chapitre 1.

2.2 Modèles macroscopiques : différentes limites sur les paramètres du modèle individu-centré [P4, P9, P22]

Les résultats présentés ici sont issus des publications [P4, P9, P22] en collaboration avec Régis Ferrière et Sylvie Méléard.

On considère le modèle individu-centré de la section 1.2.1 avec un espace des traits $\mathcal{X} \subset \mathbb{R}^\ell$ fermé, sous les hypothèses suivantes.

Hypothèses 2.1 (bornes et régularité sur les paramètres)

1. Les fonctions b , c , d et p sont continues bornées, à valeurs positives ou nulles.
2. Il existe une fonction \bar{m} dans $L^1(\mathbb{R}^\ell)$ telle que pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $h \in \mathbb{R}^\ell$, $m(x, h) \leq \bar{m}(h)$.

Nous allons considérer trois scalings, correspondant aux hypothèses suivantes.

Hypothèse 2.2 (processus renormalisé sans scaling des mutations)

Pour tout $K > 0$, on pose

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme dans la section 1.2.1 avec les nouveaux paramètres $b_K := b$, $d_K := d$, $c_K = \frac{1}{K}c$, $p_K = p$ et $m_K = m$.

Hypothèses 2.3 (accélération des naissances et morts et petites mutations)

1. $\mathcal{X} = \mathbb{R}^\ell$.
2. Pour tout $\sigma \in]0, 1]$, la mesure de probabilité $m_\sigma(x, h)dh := \frac{1}{\sigma^\ell} m(x, \frac{h}{\sigma})dh$ a son support inclu dans $\mathcal{X} - x := \{y - x : y \in \mathcal{X}\}$.
3. Pour tout $K > 0$, on pose

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme dans la section 1.2.1 avec les nouveaux paramètres $b_K(x) := K^\eta a(x) + b(x)$, $d_K(x) := K^\eta a(x) + d(x)$, $c_K(x, y) = \frac{1}{K} c(x, y)$, $p_K(x) = p(x)$ et $m_K(x, h) = m_{K^{-\eta/2}}(x, h)$, où $\eta \in [0, 1]$ est un paramètre et $a(x)$ est une fonction continue positive bornée sur \mathcal{X} .

4. La fonction $m(x, \cdot)$ est la densité d'une v.a. centrée admettant des moments d'ordre 3 finis et uniformément bornés par rapport à x . De plus, la racine carrée symétrique σ de la matrice de covariance Σ de $m(x, h)dh$, définie après (1.21), est telle que la fonction $\sigma(x)\sqrt{p(x)a(x)}$ est uniformément lipschitzienne.

Hypothèses 2.4 (accélération des naissances et morts et mutations rares)

1. $\mathcal{X} = \mathbb{R}^\ell$.
2. Pour tout $K > 0$, on pose

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme dans la section 1.2.1 avec les nouveaux paramètres $b_K(x) := K^\eta a(x) + b(x)$, $d_K(x) := K^\eta a(x) + d(x)$, $c_K(x, y) = \frac{1}{K} c(x, y)$, $p_K(x) = \frac{1}{K^\eta} p(x)$ et $m_K(x, h) = m(x, h)$, où $\eta \in [0, 1]$ est un paramètre et $a(x)$ est une fonction continue positive bornée sur \mathcal{X} .

Le scaling de l'hypothèse 2.2 correspond à celui de l'hypothèse 1.6 avec μ et σ fixés. Le paramètre K s'interprète biologiquement comme la taille du système (*system size* [256]) : plus le système est grand, moins les individus sont en compétition, d'où le scaling du noyau de compétition c en $1/K$. Mathématiquement, ce scaling permet d'exprimer la non-linéarité du modèle (due à la compétition) comme une fonction de la mesure ν^K , ce qui explique la convergence des termes correspondants. En effet, le taux de mort d'un individu x_i dans une population $\nu_t^K = \frac{1}{K} \sum_{j=1}^n \delta_{x_j}$ s'écrit

$$d(x_i) + \sum_{j \neq i} c_K(x_i, x_j) = d(x_i) + \int_{\mathcal{X}} c(x_i, y) \nu_t^K(dy) - c(x_i, x_i). \quad (2.1)$$

Les hypothèses 2.3 et 2.4 supposent soit des petites mutations, soit des mutations rares, combinées à une accélération des naissances compensée par la même accélération des morts. Le taux de croissance (taux de mort moins taux de naissance) d'un individu dans la population reste d'ordre 1. Nous modélisons donc des populations où les naissances et des morts sont beaucoup plus rapide que les changements démographiques et évolutifs. Cette situation est typique de certains micro-organismes [330, 350, 235]. De plus, le fait que différents paramètres écologiques ou développementaux ont un scaling différents en fonction de la taille du système est un fait avéré pour de nombreux exemples (phénomènes regroupés sous le terme d'*allométries* [35, 46, 16]).

Les processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ des hypothèses 2.2, 2.3 et 2.4 sont des processus de Markov de saut pur à valeurs dans $\mathcal{M}_F(\mathcal{X})$ l'ensemble des mesures positives finies sur \mathcal{X} .

Notre premier résultat de convergence est le suivant.

Théorème 2.5 (limite de grande population sans scaling des mutations)

Supposons que les hypothèses 2.1 et 2.2 sont satisfaites. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite sur $\mathcal{M}_F(\mathcal{X})$ vers une mesure finie déterministe ξ_0 sur \mathcal{X} et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathcal{X}))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique fonction continue déterministe $(\xi_t, t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathcal{M}_F(\mathcal{X})$ satisfaisant pour toute fonction f sur \mathcal{X} bornée et pour tout $t \geq 0$

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle &= \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\mathcal{X}} f(x) \left[(1 - p(x))b(x) - d(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x, y) \xi_s(dy) \right] \xi_s(dx) ds \\ &\quad + \int_0^t \int_{\mathcal{X}} p(x)b(x) \int_{\mathbb{R}^\ell} f(x+h)m(x, h) dh \xi_s(dx) ds. \end{aligned} \quad (2.2)$$

Lorsque ξ_0 a une densité par rapport à la mesure de Lebesgue, alors la même propriété est satisfaite par ξ_t pour tout $t \geq 0$, et la fonction $u(t, x)$ telle que $\xi_t(dx) = u(t, x) dx$ est solution faible de l'équation intégral-différentielle

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) &= u(t, x) \left((1 - p(x))b(x) - d(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x, y) u(t, y) dy \right) \\ &\quad + \int_{\mathcal{X}} b(y)p(y)u(t, y)m(y, x-y) dy. \end{aligned}$$

On retrouve donc l'équation (1.12) de la section 1.5, connue en génétique des populations comme l'équation de Kimura pour un continuum d'allèles [173] (voir aussi [34, p. 119, Eq. (1.3)]).

Remarquons également que, lorsqu'il n'y a pas de mutations ($p \equiv 0$) et que $\xi_0 = \sum_{i=1}^n u_i(0)\delta_{x_i}$, alors $\xi_t = \sum_{i=1}^n u_i(t)\delta_{x_i}$, où les $u_i(t)$ sont solutions du système d'EDO (1.5) étudié dans la section 1.3.

La preuve de ce résultat et des suivants passe par le schéma classique de tension uniforme (à l'aide de critères spécifiques aux espaces de mesure [301]) et identification de la limite par problème de martingale.

Afin d'illustrer nos résultats de convergence, nous avons réalisé des simulations du modèle individu-centré avec les scalings des hypothèses 2.2, 2.3 et 2.4 à l'aide d'un algorithme exact d'acceptation-rejet. Les paramètres du modèle sont issus de l'article [177] :

$$\begin{aligned} \mathcal{X} &= [0, 4], \quad d(x) = 0, \quad a(x) = 1, \quad p(x) = \mu, \\ b(x) &= 4 - x, \quad c(x, y) = \frac{2}{K} \left(1 - \frac{1}{1 + 1.2 \exp(-4(x - y))} \right), \end{aligned} \quad (2.3)$$

et la loi de mutation $m(x, h)dh$ est une gaussienne centrée de variance σ^2 conditionnée à ce que le trait mutant $x + h$ soit dans \mathcal{X} . Dans ce modèle, la variable x influence le taux de naissance négativement, favorisant les traits petits, et la compétition asymétrique de forme sigmoïde favorise les traits les plus grands dans la population. Le trait x est donc soumis à une sélection stabilisatrice (*stabilizing selection*).

La convergence du théorème 2.5 est illustrée dans la figure 2.1 (a).

Nous obtenons ensuite deux résultats de convergence sous les hypothèses 2.3 et 2.4 dans le cas où $\eta \neq 1$.

Théorème 2.6 (accélération des naissances et morts avec petites mutations I)

- (i) *Supposons que les hypothèses 2.1 et 2.3 sont satisfaites avec $0 < \eta < 1$. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite vers une mesure finie déterministe ξ_0 sur \mathbb{R}^ℓ et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathbb{R}^\ell))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique fonction continue déterministe $(\xi_t, t \geq 0)$ à valeurs mesures satisfaisant pour toute fonction $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^\ell)$ et pour tout $t \geq 0$*

$$\begin{aligned} \langle \xi_t, f \rangle &= \langle \xi_0, f \rangle + \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} f(x) \left[b(x) - d(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x, y) \xi_s(dy) \right] \xi_s(dx) ds \\ &\quad + \frac{1}{2} \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} p(x) a(x) \sum_{1 \leq i, j \leq \ell} \Sigma_{ij} \frac{\partial^2 f}{\partial x_i \partial x_j}(x) \xi_s(dx) ds. \end{aligned} \quad (2.4)$$

- (ii) *Si de plus il existe $\lambda > 0$ tel que $p(x)a(x)s^* \Sigma(x)s \geq \lambda \|s\|^2$ pour tout $x, s \in \mathbb{R}^\ell$, alors pour tout $t > 0$, la mesure ξ_t a une densité $u(t, \cdot)$ par rapport à la mesure de Lebesgue, et $u(t, x)$ est l'unique solution faible (au sens d'une fonction à valeurs mesures satisfaisant (2.4) pour tout $f \in \mathcal{C}_b^2$) de l'EDP*

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) &= \left(b(x) - d(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) u(t, y) dy \right) u(t, x) \\ &\quad + \frac{1}{2} \sum_{1 \leq i, j \leq \ell} \frac{\partial^2 (ap \Sigma_{ij} u)}{\partial x_i \partial x_j}(t, x). \end{aligned} \quad (2.5)$$

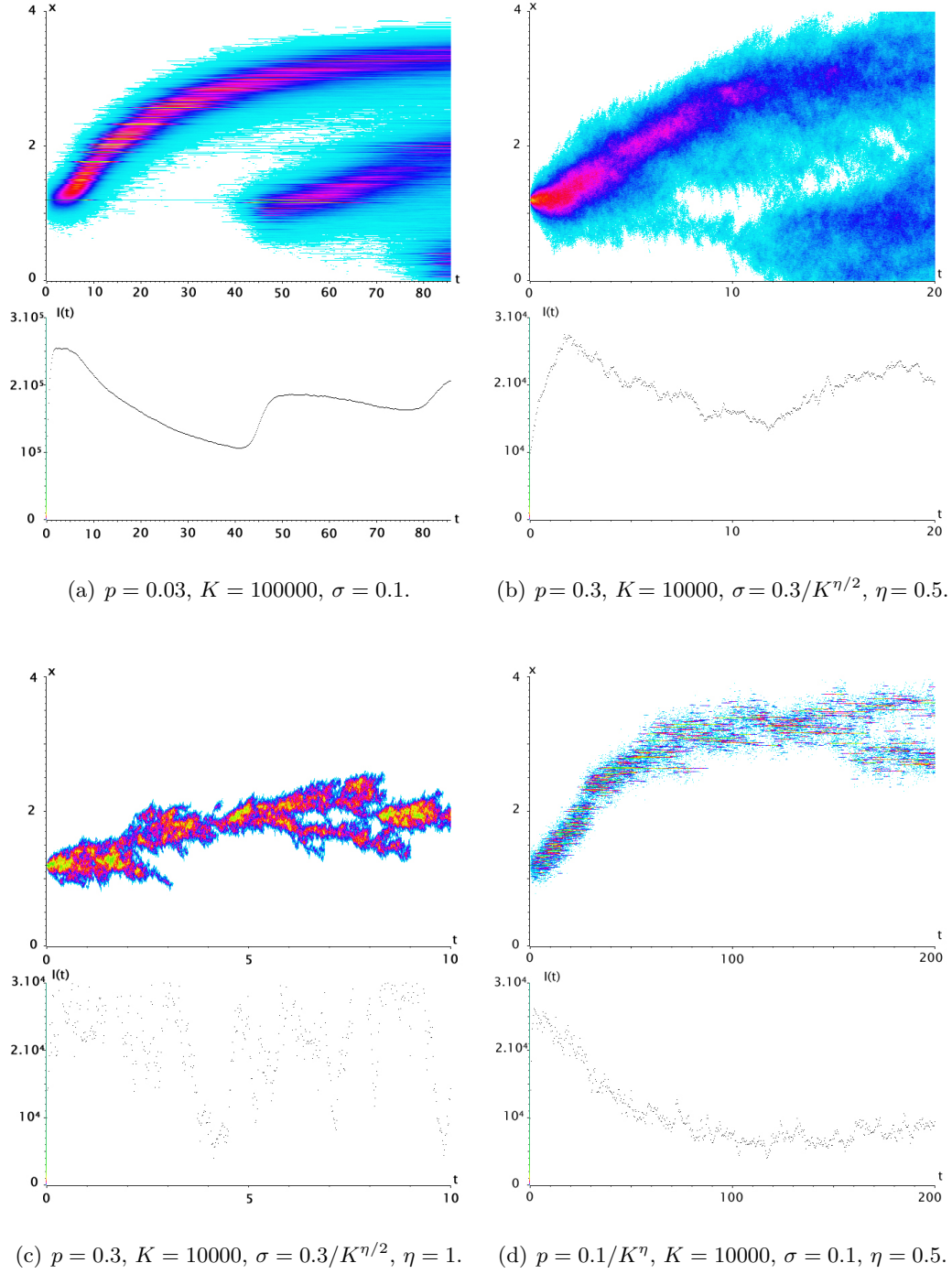


FIGURE 2.1 – Simulations de la distribution de traits (courbes du haut) et du nombre d'individus (courbes du bas) dans le modèle de Kisdi (2.3) sous les hypothèses 2.2, 2.3 et 2.4. La population initiale est composée de K individus de même trait 1.2.

L'EDP (2.5) est connue en génétique des populations comme (une version de) l'approximation de l'équation de Kimura pour des petits effets de mutations [173]. Ce résultat est illustré par la figure 2.1 (b).

Théorème 2.7 (accélération des naissances et morts avec mutations rares I)
Supposons que les hypothèses 2.1 et 2.4 sont satisfaites avec $0 < \eta < 1$. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite vers une mesure finie déterministe ξ_0 et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathbb{R}^\ell))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique fonction continue déterministe $(\xi_t, t \geq 0)$ solution faible mesure (au sens du précédent théorème) de l'équation intégrodifférentielle

$$\begin{aligned} \frac{\partial \xi_t}{\partial t}(x) = & \left[b(x) - d(x) - \int_{\mathcal{X}} c(x, y) \xi_t(dy) \right] \xi_t(x) ds \\ & + \int_{\mathbb{R}^\ell} p(y) a(y) m(y, x - y) dy \xi_t(dx) - p(x) a(x) \xi_t(x). \end{aligned}$$

Il s'agit de nouveau de l'équation de Kimura pour un continuum d'allèles [173]. La différence avec (2.2) est le terme de mutations, où le taux de naissance b est remplacé par le taux d'accélération des naissances et morts a .

Les deux précédents résultats ont examiné les conséquences d'une faible accélération des naissances et morts. Les deux résultats suivants traitent le cas d'une accélération maximale ($\eta = 1$).

Théorème 2.8 (accélération des naissances et morts avec petites mutations II)
Supposons que les hypothèses 2.1 et 2.3 sont satisfaites avec $\eta = 1$. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite vers une mesure finie déterministe ξ_0 et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathbb{R}^\ell))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique processus continu $(X_t, t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathcal{M}_F(\mathbb{R}^\ell)$ défini par les conditions suivantes : pour tout $T > 0$,

$$\sup_{t \in [0, T]} \mathbb{E}(\langle X_t, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty,$$

et pour tout $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^\ell)$,

$$\begin{aligned} M_t^f := & \langle X_t, f \rangle - \langle X_0, f \rangle - \frac{1}{2} \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} p(x) a(x) \sum_{1 \leq i, j \leq \ell} \Sigma_{ij}(x) \frac{\partial^2 f}{\partial x_i \partial x_j}(x) X_s(dx) ds \\ & - \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} \left[b(x) - d(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) X_s(dy) \right] f(x) X_s(dx) ds \end{aligned}$$

est une martingale continue de variation quadratique

$$\langle M^f \rangle_t = 2 \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} a(x) f^2(x) X_s(dx) ds.$$

On peut reformuler le problème de martingale pour le processus $(X_t, t \geq 0)$ du théorème précédent comme l'EDPS

$$\begin{aligned} \frac{\partial X_t}{\partial t}(x) = & \left[b(x) - d(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) X_t(dy) \right] X_t(x) \\ & + \frac{1}{2} \sum_{1 \leq i, j \leq \ell} \frac{\partial^2 (pa \Sigma_{ij} X_t)}{\partial x_i \partial x_j}(x) + \sqrt{2a(x) X_t(x)} \dot{W}, \end{aligned}$$

où \dot{W} est un bruit blanc gaussien espace-temps. Il s'agit d'un superprocessus [96] qui généralise celui proposé dans [101] comme modèle de populations spatialement structurées. Ce résultat est illustré par la figure 2.1 (c).

Théorème 2.9 (accélération des naissances et morts avec mutations rares II)

Supposons que les hypothèses 2.1 et 2.4 sont satisfaites avec $\eta = 1$. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite vers une mesure finie déterministe ξ_0 et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathbb{R}^\ell))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique processus continu $(X_t, t \geq 0)$ défini par les conditions suivantes : pour tout $T > 0$,

$$\sup_{t \in [0, T]} \mathbb{E}(\langle X_t, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty,$$

et pour tout $f \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^\ell)$,

$$\begin{aligned} M_t^f := & \langle X_t, f \rangle - \langle X_0, f \rangle - \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} p(x) a(x) \int_{\mathbb{R}^\ell} m(x, h) (f(x+h) - f(x)) dh X_s(dx) ds \\ & - \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} \left[b(x) - d(x) - \int_{\mathbb{R}^\ell} c(x, y) X_s(dy) \right] f(x) X_s(dx) ds \end{aligned}$$

est une martingale continue de variation quadratique

$$\langle M^f \rangle_t = 2 \int_0^t \int_{\mathbb{R}^\ell} a(x) f^2(x) X_s(dx) ds.$$

Ce second type de superprocessus est moins standard et n'a jamais été utilisé dans un contexte de populations structurées. Ce résultat est illustré par la figure 2.1 (d).

En conclusion, les résultats de cette section ainsi que ceux de la section 1.4 du chapitre 1 montrent que l'on peut obtenir une grande variété de modèles macroscopiques différents, déterministes ou stochastiques, à partir du même modèle individu-centré, selon la manière dont les hypothèses biologiques se traduisent en terme de scaling des paramètres du modèle et des échelles de temps.

Les résultats de [P4, P9, P22] sont prouvés pour des densité-dépendances plus générales, où les taux de mort et de naissance individuels peuvent dépendre de façon non-linéaires d'intégrales de noyaux contre la mesure ν_t^K comme celle dans (2.1). Le cas d'une densité-dépendance de Lotka-Volterra compétitive utilisé ici est celui étudié dans l'article [117] sur lequel sont basés les résultats de [P4, P9, P22]. En particulier, les théorèmes 2.5, 2.6 et 2.8 sont énoncés et prouvés dans [117]. En revanche, le cas d'une accélération des naissances et morts avec mutations rares (théorèmes 2.7 et 2.9) n'est pas étudié dans [117].

Les travaux [117, P4, P9, P22] ont par la suite été étendus à d'autres situations biologiques, notamment les populations structurées par âge [329, 251] et les distributions de mutations à queues lourdes [169].

2.3 Évolution dans des modèles spatialement structurés : lien avec les EDP et étude numérique [P7]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P7] en collaboration avec Sylvie Méléard.

Jusqu'ici, nous n'avons utilisé le modèle individu-centré que dans un contexte évolutif. Historiquement, ce type de modèle a plutôt été utilisé pour des populations spatialement structurées [67, 94, 267, 21, 23, 347]. Les aspects spatiaux sont fondamentaux en écologie [262, 328], aussi bien pour l'étude de la colonisation de nouveaux habitats par des espèces dispersantes que pour la propagation d'épidémies [261, 291, 225] ou les phénomènes d'agglomération ou de fragmentation de populations (*clustering* ou *nucleation*) [122, 351, 269].

Les aspects spatiaux jouent également un rôle crucial dans l'évolution des populations, puisque l'espace favorise la diversification et la stabilité du polymorphisme [94, 78, 86]. Inversement, l'évolution peut également avoir une forte influence sur des phénomènes a priori purement spatiaux, comme l'invasion. Par exemple, l'évolution de la morphologie a un impact sur l'expansion d'espèces invasives, qui s'il est négligé peut induire une forte sous-estimation de la vitesse d'invasion [327, 283]. Il est alors fondamental d'étudier l'évolution de traits spatiaux, comme par exemple des traits morphologiques liés à la vitesse de déplacement ou la distance de dispersion pour des plantes [8, 29].

La publication [P7] a pour but de présenter un modèle individu-centré combinant évolution et mouvements spatiaux, de montrer la convergence de ce processus avec un scaling approprié vers une EDP proposée dans [76, 8], et de réaliser une étude numérique de plusieurs exemples issus de différents contextes biologiques.

Le modèle individu-centré est très similaire à celui de la section 1.2.1. L'espace des traits \mathcal{X} est maintenant remplacé par $\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}$, où \mathcal{X} est un sous-ensemble compact de \mathbb{R}^ℓ (l'espace des traits) et \mathcal{U} est un domaine ouvert borné de \mathbb{R}^k (l'espace physique). Pour tout $(x, u) \in \mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}$ et pour tout $y \in \mathbb{R}^\ell$ et $v \in \mathbb{R}^k$, on introduit les paramètres

$b(x, u) \in \mathbb{R}_+$ le taux de reproduction d'un individu de trait x à la position u .

$d(x, u) \in \mathbb{R}_+$ le taux de mort "naturelle" d'un individu de trait x à la position u .

$W(y) \in \mathbb{R}_+$ le noyau de compétition en trait.

$I^\delta(v) \in \mathbb{R}_+$ le noyau de compétition en espace, dépendant d'un paramètre $\delta > 0$ qui représentera ci-dessous la portée d'interaction spatiale.

$p(x, u)$ la probabilité de mutation lors d'une reproduction d'un individu de trait x à la position u .

$m(x, u, h)dh$ la loi de la différence entre le trait x et un trait mutant $x + h$ né d'un individu de trait x à la position u . Le support de cette mesure est contenu dans $\{z - x : z \in \mathcal{X}\}$.

Ces paramètres définissent les taux de naissance, mort et mutation comme dans la section 1.2.1, avec un noyau de compétition $c(x, u; y, v) = W(x - y)I^\delta(u - v)$. Entre deux tels événements, on suppose de plus que les individus se déplacent selon des diffusions réfléchies sur le bord $\partial\mathcal{U}$ de \mathcal{U} indépendantes, de paramètres

$f(x, u) \in \mathbb{R}^k$ la dérive de la diffusion spatiale d'un individu de trait x en u .

$\sigma(x, u) \in \mathbb{R}_+$ le coefficient de diffusion du mouvement spatial d'un individu de trait x en u . La diffusion est supposée isotrope, c'est-à-dire que la matrice de diffusion en (x, u) est $\sigma(x, u)\text{Id}$ où Id est la matrice identité $k \times k$.

Plus précisément, on considère à tout instant $t \geq 0$ une population finie de N_t individus de traits et positions respectifs $(x_1, u_1), \dots, (x_{N_t}, u_{N_t})$. L'état de la population est représenté par la mesure ponctuelle sur $\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}$

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{(x_i, u_i)},$$

et $(\nu_t, t \geq 0)$ est un processus de Markov homogène dans l'ensemble $\mathcal{M}^1(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}})$ des mesures ponctuelles finies sur $\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}$ de générateur infinitésimal $L = L_1 + L_2$, où L_1 est la partie décrivant les sauts du processus et L_2 la partie décrivant les diffusions des individus. L'opérateur L_1 est défini comme dans (1.1) par

$$\begin{aligned} L_1\phi(\nu) &= \iint_{\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}} (\phi(\nu + \delta_{(x,u)}) - \phi(\nu)) (1 - p(x, u)) b(x, u) \nu(dx, du) \\ &+ \iint_{\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}} \int_{\mathbb{R}^\ell} (\phi(\nu + \delta_{(x+h,u)}) - \phi(\nu)) p(x, u) b(x, u) m(x, u, h) dh \nu(dx, du) \\ &+ \iint_{\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}} (\phi(\nu - \delta_{(x,u)}) - \phi(\nu)) \left(d(x, u) + (WI^\delta) \star \nu(x, u) - W(0)I^\delta(0) \right) \nu(dx, du). \end{aligned}$$

pour toute fonction ϕ mesurable bornée sur $\mathcal{M}^1(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}})$, où \star désigne le produit de convolution dans $\mathbb{R}^\ell \times \mathbb{R}^k$, c'est-à-dire

$$(WI^\delta) \star \nu(x, u) = \iint_{\mathbb{R}^\ell \times \mathbb{R}^k} W(x - y) I^\delta(u - v) \nu(dy, dv).$$

Soit $\mathcal{C}_b^{2,0}(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}})$ l'ensemble des fonctions bornées, \mathcal{C}^2 sur $\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}$ à dérivées bornées et dont le gradient normal par rapport à la seconde variable est nul sur $\mathcal{X} \times \partial\mathcal{U}$. Pour toutes fonctions $G \in \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R})$ et $g \in \mathcal{C}_b^{2,0}(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}})$, on note G_g la fonction sur $\mathcal{M}_F(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}})$ définie par $G_g(\nu) = G(\langle \nu, g \rangle)$. L'opérateur L_2 est défini par

$$L_2G_g(\nu) = \langle \nu, \sigma \Delta_u g + f \cdot \nabla_u g \rangle G'(\langle \nu, g \rangle) + \langle \nu, \sigma |\nabla_u g|^2 \rangle G''(\langle \nu, g \rangle),$$

d'une façon similaire à la forme classique des diffusions branchantes [300].

Hypothèses 2.10 (bornes et régularité sur les paramètres)

1. Les fonctions b, W, I_δ, d et p sont continues bornées, à valeurs positives ou nulles.
2. Il existe une fonction \bar{m} dans $L^1(\mathbb{R}^\ell)$ telle que pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $h \in \mathbb{R}^\ell$, $m(x, h) \leq \bar{m}(h)$. De plus $\int_{\mathcal{X}} hm(x, u, h) dh = 0$ pour tout $x \in \mathcal{X}$ et $u \in \bar{\mathcal{U}}$.
3. Les fonctions f et σ sont bornées, uniformément lipschitziennes par rapport à la variable d'espace u , et continues par rapport à la variable de trait x .

Hypothèse 2.11 (processus renormalisé sans scaling des mutations)

Pour tout $K, \delta > 0$, on pose

$$\nu_t^{K,\delta} = \frac{1}{K} \nu_t,$$

où le processus $(\nu_t, t \geq 0)$ est construit comme ci-dessus avec les nouveaux paramètres $b_K := b, d_K := d, W_K = \frac{1}{K}W, I_K^\delta = I^\delta, p_K = p, m_K = m, f_K = f$ et $\sigma_K = \sigma$.

Hypothèses 2.12 (hypothèses supplémentaires de régularité)

1. Il existe $\alpha > 0$ tel que la fonction σ est $\mathcal{C}^{2+\alpha}$ par rapport à la variable d'espace u , et il existe $\underline{\sigma} > 0$ tel que $\sigma(x, u) \geq \underline{\sigma}$ pour tout $(x, u) \in \mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}$.
2. La fonction f est $\mathcal{C}^{1+\alpha}$ pour un $\alpha > 0$.

Notre premier résultat, similaire au théorème 2.5, étudie la limite de grande population.

Théorème 2.13 (limite de grande population sans scaling d'espace)

Supposons que les hypothèses 2.10 et 2.11 sont satisfaites. Supposons de plus que ν_0^K converge en loi quand $K \rightarrow +\infty$ pour la topologie de la convergence étroite sur $\mathcal{M}_F(\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}})$ vers une mesure déterministe ξ_0^δ et que $\sup_{K>0} \mathbb{E}(\langle \nu_0^K, \mathbb{1} \rangle^3) < \infty$. Alors le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge en loi pour la topologie de Skorohod dans $\mathbb{D}(\mathbb{R}_+, \mathcal{M}_F(\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}))$ quand $K \rightarrow +\infty$ vers l'unique fonction continue déterministe $(\xi_t^\delta, t \geq 0)$ à valeurs dans $\mathcal{M}_F(\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}})$ satisfaisant pour toute fonction $\phi \in \mathcal{C}_b^{2,0}(\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}})$ et pour tout $t \geq 0$

$$\begin{aligned} \langle \xi_t^\delta, \phi \rangle = \langle \xi_0^\delta, \phi \rangle &+ \int_0^t \int_{\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}} \left\{ \sigma(x, u) \Delta_u \phi(x, u) + f(x, u) \cdot \nabla_u \phi(x, u) \right. \\ &+ \left[(1 - p(x, u))b(x, u) - d(x, u) - (WI^\delta) \star \xi_s^\delta(x, u) \right] \phi(x, u) \\ &\left. + \int_{\mathbb{R}^\ell} \phi(x + h, u) m(x, u, h) dh \right\} \xi_s^\delta(dx, du) ds. \end{aligned} \quad (2.6)$$

Sous les hypothèses supplémentaires 2.12, lorsque ξ_0^δ a une densité $g_0^\delta(x, u)$ par rapport à la mesure de Lebesgue, alors la même propriété est vraie pour ξ_t^δ pour tout $t \geq 0$, et la fonction $g^\delta(t, x, u)$ telle que $\xi_t^\delta(dx, du) = g^\delta(t, x, u) dx du$ appartient à $L_{loc}^\infty(\mathbb{R}_+, L^1(\mathcal{X} \times \overline{\mathcal{U}}))$ et est solution faible de l'EDP

$$\begin{cases} \partial_t g^\delta = \Delta_u(\sigma g^\delta)(x, u) - \nabla_u(fg^\delta)(x, u) + [(1 - p)b - d - (WI^\delta) \star g^\delta] g^\delta(t, x, u) \\ \quad + \int_{\mathcal{X}} b(y, u) p(y, u) g^\delta(t, y, u) m(y, u, x - y) dy, \quad \forall (t, x, u) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{X} \times \mathcal{U}, \\ g^\delta(0, \cdot, \cdot) = g_0^\delta, \\ \nabla_u g^\delta(t, x, u) \cdot n(u) = 0, \quad \forall (t, x, u) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{X} \times \partial \mathcal{U}, \end{cases}$$

où pour tout $u \in \partial \mathcal{U}$, $n(u)$ est le vecteur normal sortant à la frontière de \mathcal{U} en u .

La première partie de ce théorème se démontre par des arguments similaires que pour les résultats de la section 2.2, en utilisant la formulation *mild* de l'équation intégral-différentielle limite. Le résultat d'existence d'une densité pour ξ^δ s'obtient en montrant que le problème (2.6) admet une unique solution dont la densité s'obtient par itérations de Picard.

Le second résultat vise à retrouver à partir d'une modélisation probabiliste individu-centrée des modèles d'EDP proposés dans [76, 8].

Hypothèses 2.14 (limite de petite portée d'interaction spatiale)

1. La mesure $I^\delta(u)$ converge étroitement vers la masse de Dirac en 0 lorsque $\delta \rightarrow 0$.

2. La densité initiale g_0^δ du théorème 2.13 est indépendante de $\delta > 0$ et bornée sur $\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}$.

L'hypothèse 2.14.1 est par exemple vraie si $I^\delta(u) = C_\delta \mathbb{1}_{|u| \leq 1}$, où la constante C_δ est choisie de telle sorte que $\int_{\mathbb{R}^k} I^\delta(u) du = 1$.

Théorème 2.15 (limite de petite portée d'interaction spatiale)

Supposons que les hypothèses 2.10, 2.11, 2.12 et 2.14 sont satisfaites. Alors la suite $(g^\delta)_{\delta > 0}$ converge dans $L_{loc}^\infty(\mathbb{R}_+, L^1(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}))$ lorsque $\delta \rightarrow 0$ vers l'unique fonction $g \in L_{loc}^\infty(\mathbb{R}_+, L^1 \cap L^\infty(\mathcal{X} \times \bar{\mathcal{U}}))$ solution faible de

$$\begin{cases} \partial_t g = \Delta_u(\sigma g)(x, u) - \nabla_u(fg)(x, u) + [(1-p)b - d - \rho_g]g(t, x, u) \\ \quad + \int_{\mathcal{X}} b(y, u)p(y, u)g(t, y, u)m(y, u, x-y) dy, & \forall (t, x, u) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{X} \times \mathcal{U}, \\ g(0, x, u) = g_0(x, u), & \forall (x, u) \in \mathcal{X} \times \mathcal{U}, \\ \nabla_u g(t, x, u) \cdot n(u) = 0, & \forall (t, x, u) \in \mathbb{R}_+ \times \mathcal{X} \times \partial\mathcal{U}, \end{cases}$$

où ρ_g est un terme d'interaction locale défini par

$$\rho_g(t, x, u) = \int_{\mathcal{X}} W(x-y)g(t, y, u) dy.$$

Les deux résultats précédents sont prouvés dans [P7] pour des densité-dépendances générales des taux de mort. L'article est ensuite consacré à l'étude numérique de plusieurs exemples de paramètres motivés par diverses questions écologiques. Nous n'en présenterons ici qu'une seule, portant sur l'aggrégation spatiale (*clustering*), où les paramètres sont inspirés de [86] :

$$\begin{aligned} \mathcal{X} &= [0, 1], \quad \mathcal{U} =]0, 1[, \quad \sigma(x, u) \equiv \sigma > 0, \quad f(x, u) \equiv 0, \\ b(x, u) &= 2 - 20(x-u)^2 \text{ si } |x-u| \leq 1/\sqrt{10}; \text{ 0 sinon,} \\ p(x, u) &\equiv 0.1, \quad d(x, u) \equiv 1, \quad I^\delta(u) = C_\delta \mathbb{1}_{\{|u| \leq \delta\}}, \quad W(x) \equiv 1. \end{aligned}$$

De plus, $m(x, u, h) dh$ est la loi d'une v.a. gaussienne H centrée de variance s^2 conditionnée à $x + H \in \mathcal{X}$.

Il s'agit d'un modèle sans hétérogénéité spatiale autre que la frontière du domaine, avec mouvement spatial homogène isotrope ($f \equiv 0$ et σ constant), compétition indépendante du trait ($W \equiv 1$) entre individus distants de moins de δ , et taux de naissance maximal pour $x = u$. Ce choix représente un gradient spatial de types de ressources, avec une consommation optimale dépendant des ressources et donc de la position spatiale. Il y a trois paramètres libres dans ce système, σ , s et δ .

Les simulations de ce modèle sont obtenues par acceptation-rejet pour les événements de naissance et de mort, et en utilisant le schéma d'Euler modifié de Léplinge [224, 133] pour les mouvements browniens réfléchis dans \mathcal{U} . La figure 2.2 montre les états typiques de la population en temps grand.

On observe que l'invasion spatiale a lieu le long de l'axe $x = u$ et que la population s'organise en *clusters* (groupes d'individus de positions et traits bien localisés) de nombre, forme et espacement dépendant du choix des paramètres. Pour des valeurs

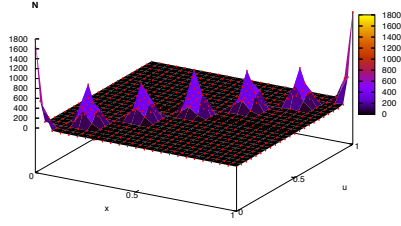
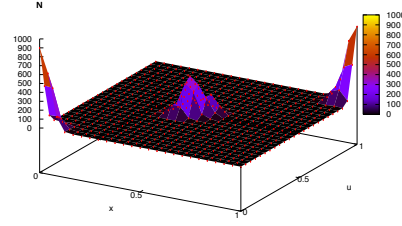
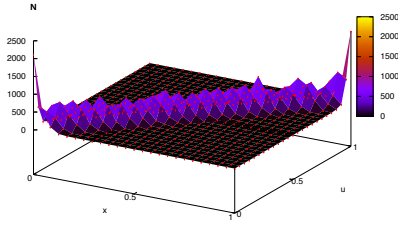
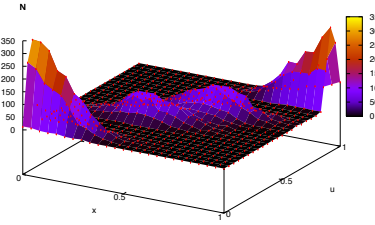
(a) $K = 3000, s = 0.01, \sigma = 0.01, \delta = 0.1$.(b) $K = 3000, s = 0.01, \sigma = 0.01, \delta = 0.3$.(c) $K = 3000, s = 0.01, \sigma = 0.01, \delta = 0.03$.(d) $K = 3000, s = 0.01, \sigma = 0.003, \delta = 0.1$.

FIGURE 2.2 – Simulations de l'exemple de *clustering* spatial au temps $t = 4000$ et pour une condition initiale où K individus sont situés au centre du domaine.

de δ suffisamment grandes, on observe dans les figures 2.2 (a,b) la formation de quasi-espèces spécialisées en trait pour l'exploitation de ressources, distante d'environ δ à 2δ . Pour des valeurs plus petites de δ , les clusters se recouvrent et ne peuvent plus être distingués dans la figure 2.2 (c). Les autres paramètres (s et σ) influent plutôt sur la forme du cluster, comme le montre la figure 2.2 (d). On observe enfin dans toutes les simulations que les clusters au bord du domaine spatial sont plus denses et reserrés, à cause de la réflexion des mouvements spatiaux.

Nos simulations montrent que l'apparition de quasi-espèces est principalement due aux naissances locales, comme suggéré dans [351]. En effet, lorsque l'amplitude des mutations est suffisamment petite, les individus trop éloignés de leur position optimale subissent une forte sélection négative qui empêche l'élargissement des clusters. La formation d'un nouveau cluster est alors due à la mutation et au mouvement simultané d'un même individu au-delà de la portée d'interaction des autres individus. La population issue d'un tel individu peut alors croître librement jusqu'à former un nouveau cluster. Ceci explique également la distance de l'ordre de δ qui sépare chaque cluster, puisque c'est la portée d'interaction spatiale.

Cette explication du clustering est à opposer à l'observation que, pour les modèles EDP comme ceux des théorèmes 2.13 et 2.15, les conditions au bord semblent influencer fortement l'apparition de clusters spatiaux. En effet, si les clusters sont observés pour les conditions de Neumann, on ne les observe plus lorsque l'on im-

pose des conditions périodiques au bord de \mathcal{U} [284]. Ce phénomène se comprend plus facilement lorsque l'on revient au modèle individu-centré, pour lequel, d'après l'argument précédent, le clustering se produit facilement, avec un espacement régulier des clusters. Dans le cas des diffusions réfléchies (condition de Neumann), la position des clusters est contrainte et ils sont également observés dans la solution de l'EDP. En revanche, pour des conditions au bord périodiques, la position des clusters est libre de fluctuer aléatoirement dans le modèle individu-centré tout en préservant leur espacement. En moyenne, tous les points de l'espace seront alors occupés par une densité de population constante, ce qui explique que la solution de l'EDP avec conditions au bord périodique est constante. L'analyse des modèles d'EDP montre également que le clustering dépend fortement de la forme du noyau d'interaction spatiale [278, 215].

Les autres études numériques de [P7] portent sur des modèles avec branchement évolutif possible seulement dans certaines zones de l'espace, et des modèles d'invasion spatiale avec évolution du coefficient de diffusion spatiale. On observe dans ce cas une évolution vers les plus grandes vitesses au niveau du front d'invasion, observée chez plusieurs espèces invasives, comme par exemple les crapauds-buffles en Australie [283].

2.4 Modèles individu-centrés avec réseau d'interaction pour les plantes clonales [P18]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P18] en collaboration avec Fabien Campillo.

L'objectif de l'article [P18] est de construire un modèle de plantes clonales et de proposer un scaling en grande population tenant compte des interactions locales spécifiques aux plantes clonales. Les plantes clonales sont capables de reproduction asexuée par multiplication végétative, le plus souvent par le développement d'organes spécifiques tels que les *rhizomes* (tiges souterraines à croissance horizontale) ou les *stolons* (rameaux à croissance horizontale, au ras de terre) [334]. Un grand nombre d'espèces vivantes se développent par multiplications végétatives (plantes herbacées et ligneuses, champignons, algues...), notamment la plupart des plantes de prairies. Certains de ces organismes sont également capables de reproduction sexuée.

En plus des interactions habituelles pour les populations spatialisées (par exemple à travers la consommation de ressources, ou bien par compétition locale comme dans la section précédente), les plantes clonales ont des particularités écologiques qui leur sont propres, grâce à leur structure de réseau (ou, plus précisément, de forêt d'arbres) que leur confère les connections entre individus par rhizomes ou stolons, par lesquels ressources (eau, nutriments organiques ou minéraux...) et informations peuvent transiter [180, 47, 320]. Cette structure leur permet notamment de coloniser efficacement l'espace en localisant les zones les mieux dotées en ressources [158] et d'exploiter efficacement les ressources locales [346]. On distingue deux grandes familles de stratégies de colonisation spatiale : les stratégies de *phalanx*, avec des réseaux denses et de petites distances entre clones (qui favorisent la consommation des ressources) et de *guérilla*, avec des réseaux peu ramifiés et de plus grandes distances entre clones (qui

favorisent la colonisation spatiale) [233].

Du fait de la structure complexe des plantes clonales, les modèles individu-centrés sont des outils privilégiés pour leur étude. La plupart de ces modèles cherchent à décrire la croissance des plantes clonales aussi précisément que possible [267, 268, 347, 348, 152]. Cette complexité rend leur analyse asymptotique (au sens des sections précédentes) hors de portée. Notre point de vue dans [P18] est de construire un modèle simple de plantes clonales, qui prenne uniquement en compte leur spécificité écologique principale, c'est-à-dire l'influence de leur structure en réseau sur l'exploitation des ressources, et dont le comportement en grande population puisse être analysé.

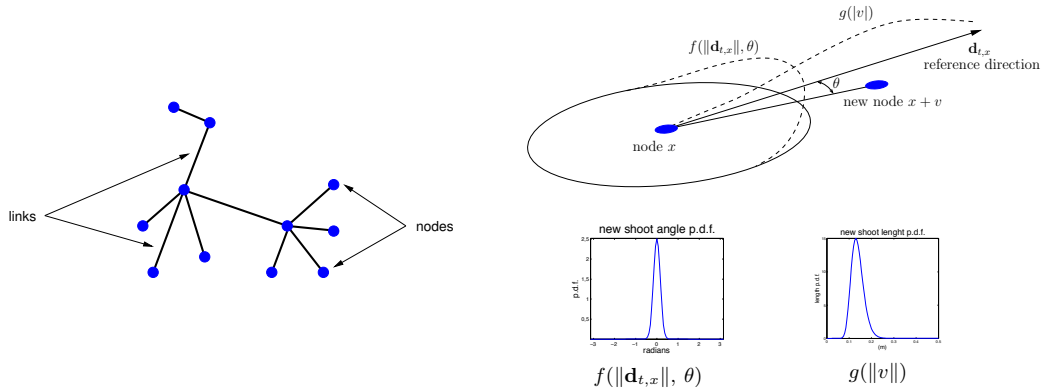
Le modèle individu-centré de cette section est purement spatial (pas de trait phénotypique). On considère un ouvert \mathcal{U} de \mathbb{R}^2 et une population finie de N_t individus au temps $t \geq 0$, situés aux positions $u_1, \dots, u_{N_t} \in \mathcal{U}$, numérotés par exemple selon l'ordre lexicographique sur \mathbb{R}^2 . En plus de la mesure ponctuelle

$$\nu_t = \sum_{i=1}^{N_t} \delta_{u_i},$$

l'état de la population doit également décrire sa structure en réseau (fig. 2.3 (a)), par exemple avec la mesure ponctuelle sur l'espace $\mathcal{P}(\mathcal{U})$ des paires d'éléments de \mathcal{U}

$$\mu_t = \sum_{1 \leq i < j \leq N_t} \mathbb{1}_{u_i \sim_t u_j} \delta_{\{u_i, u_j\}},$$

où $u_i \sim_t u_j$ lorsque les individus situés en u_i et u_j à l'instant t sont connectés par un rhizome ou un stolon. Afin de décrire l'effet du réseau d'interaction sur la consommation de ressources, nous introduisons également la fonction $r(t, u) \in \mathbb{R}_+$ qui représente la densité d'une ressource donnée au point $u \in \mathcal{U}$ et au temps $t \in \mathbb{R}_+$.



(a) La plante est représentée par un ensemble de sommets, représentant les individus, et d'arêtes, représentant les rhizomes ou stolons reliant les individus.

(b) Le noyau de dispersion (2.7) est le produit des densités de probabilité f de l'angle de dispersion (distribution de von Mises) et g de la distance de dispersion (distribution log-normale).

FIGURE 2.3 – Représentation d'une plante clonale et de la loi de dispersion spatiale.

Pour tout $u \in \mathcal{U}$ et $r \in \mathbb{R}_+$, on introduit les paramètres

$b(u, r) \in \mathbb{R}_+$ le taux de reproduction d'un individu à la position u avec une concentration r de ressource en u .

$d(u, r) \in \mathbb{R}_+$ le taux de mort d'un individu à la position u avec une concentration r de ressource en u .

$m(u, \mu, h)dh$ la loi de la différence entre le trait x et un trait mutant $x + h$ né d'un individu de trait x à la position u . Le support de cette mesure est contenu dans $\{z - x : z \in \mathcal{X}\}$, et elle est supposée dépendre d'une mesure ponctuelle μ sur $\mathcal{P}(\mathcal{U})$.

Le processus $(\nu_t, \mu_t, t \geq 0)$ est alors construit à partir de ces paramètres de façon similaire à la section 1.2.1, en supposant qu'une naissance à l'instant t issue d'un individu en $u \in \mathcal{U}$ donne lieu à un déplacement en $u + H$ où la v.a. H a pour loi $m(x, \mu_{t-}, h)dh$ (ce qui correspond à $p \equiv 1$ avec les notations de la section 1.2.1), et que le nouvel individu est connecté à son individu parent dans le réseau ($\mu_t = \mu_{t-} + \delta_{\{u, u+H\}}$). Inversement, la mort d'un individu supprime toutes les arêtes qui lui étaient adjacentes dans le réseau.

La dynamique de naissance et de mort précédente est couplée à la dynamique de ressources

$$\partial_t r(t, u) = \operatorname{div}(\sigma(u) \nabla r(t, u)) + \phi(u) \cdot \nabla r(t, u) - r(t, u) \frac{\alpha}{\rho} \int_{\mathcal{U}} \exp\left(-\frac{|u-v|^2}{2\rho^2}\right) \nu_t(dv),$$

avec condition initiale $r(0, u) = r_0(u)$ et $r(t, u) = 0$ pour tout $t \geq 0$ et $u \in \partial\mathcal{U}$. Le paramètre $\sigma(u)$ est une matrice 2×2 symétrique positive représentant la diffusion spatiale des ressources, $\phi(u)$ est un vecteur de \mathbb{R}^2 représentant l'advection spatiale des ressources, et α, ρ sont deux paramètres positifs. Il s'agit d'une EDP d'advection-diffusion dans \mathcal{U} , avec un terme intégral supplémentaire qui décrit l'absorption de ressources par les individus au voisinage de leurs positions. Le choix des conditions de Dirichlet correspond à l'hypothèse que les ressources sont absorbées (c'est-à-dire sortent du système) au bord du domaine \mathcal{U} . Puisque la dynamique de $r(t, u)$ est déterministe entre deux instants de naissance ou de mort, le processus $(\nu_t, \mu_t, r(t, \cdot), t \geq 0)$ est un processus de Markov déterministe par morceaux. Il est également possible d'inclure à cette équation un apport extérieur de ressources, ou supposer que la dégradation des plantes à leur mort entraîne une augmentation locale de la densité de ressources.

La seule influence de la structure de réseau μ_t sur la dynamique provient de la distribution de dispersion spatiale $m(u, \mu, h)dh$, qui permet de modéliser l'influence du réseau sur les stratégies de reproduction des plantes. Si l'on suppose que les dispersions à la naissance se produisent préférentiellement vers les zones à plus forte densité de ressources [335], ce phénomène peut être modélisé par exemple avec une distribution de dispersion de la forme

$$m(u, \mu, h) = f\left(\kappa, \widehat{(v_{u,\mu}, h)}\right) \frac{g(|h|)}{|h|}, \quad (2.7)$$

où $\widehat{(v, h)}$ désigne l'angle orienté entre les vecteurs v et h de \mathbb{R}^2 , $f(\kappa, \theta)d\theta$ est la distribution de von Mises sur $[-\pi, \pi[$ centrée en 0 et de paramètre de concentration $\kappa > 0$ (distribution normale circulaire, obtenue en "repliant" sur le cercle une

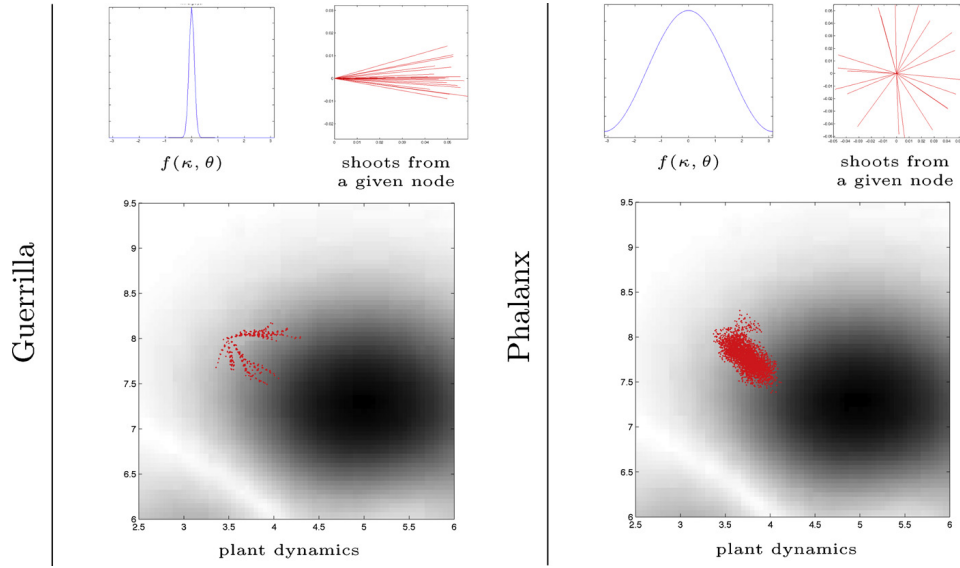


FIGURE 2.4 – Simulations du modèle individu centré avec un paysage de ressources initial r_0 représenté en niveaux de gris, $b(u, r) = \lambda r$, $d(u, r) = \sigma(u) = \phi(u) = 0$, pour deux valeurs différentes de κ ($\kappa = 10$ à gauche et $\kappa = 0.1$ à droite).

distribution gaussienne centrée de variance $1/\kappa$), et g est la densité d'une loi log-normale. Le terme en $1/|h|$ provient du changement de variables entre les coordonnées cartésiennes $h = (h_1, h_2)$ et les coordonnées sphériques $((v_{u,\mu}, h), |h|)$. Ce choix, illustré par la figure 2.3 (b), revient à supposer que la direction de dispersion est proche du vecteur $v_{u,\mu}$ qui représente la direction préférentielle de reproduction de la plante en u en fonction de l'environnement et du réseau μ qui l'entourent. Un choix possible pour $v_{u,\mu}$ est l'approximation du gradient local de ressources perçu à travers les plus proches voisins du réseau, défini par

$$v_{u,\mu} = \begin{cases} 0 & \text{s'il n'y a pas d'arête adjacente à } u \text{ dans } \mu \\ \frac{1}{\text{Card}\{y \in \mathcal{U} : \mu\{u, y\} > 0\}} \sum_{y \in \mathcal{U} : \mu\{u, y\} > 0} \frac{r(t, y) - r(t, u)}{|y - u|^2} (y - u) & \text{sinon.} \end{cases}$$

Les stratégies de type *phalanx* et *guérilla* peuvent facilement être modélisées avec les paramètres précédents, en choisissant une petite valeur de κ dans (2.7) pour les stratégies *phalanx* et une grande valeur de κ pour les stratégies *guérilla*. Les simulations de la figure 2.4 illustrent les différences entre ces deux stratégies.

Nous allons appliquer au modèle individu-centré un scaling de grande population similaire à celui de l'hypothèse 2.3. Nous introduisons donc les paramètres $K > 0$, $\eta \in]0, 1[$ et une fonction $a(u, r)$ positive sur $\mathcal{U} \times \mathbb{R}_+$, et nous posons

$$\nu_t^K = \frac{1}{K} \nu_t, \quad \mu_t^K = \mu_t \quad \text{et} \quad r^K(t, u) = r(t, u),$$

où le processus $(\nu_t, \mu_t, r(t, \cdot), t \geq 0)$ est construit comme ci-dessus avec les nouveaux paramètres $b_K(u, r) := K^\eta a(u, r) + b(u, r)$, $d_K(u, r) := K^\eta a(u, r) + d(u, r)$, $\sigma_K(u) := \sigma(u)$, $\phi_K(u) := \phi(u)$, $\alpha_K = \frac{\alpha}{K}$, $\rho_K := \frac{\rho}{K^{\eta/2}}$,

$$m_K(u, \mu, h) = f_K\left(\widehat{(v_{u,\mu}, h)}\right) \frac{g_K(|h|)}{|h|},$$

où $g_K(x) = \frac{1}{K^\eta} g\left(\frac{x}{K^{\eta/2}}\right)$ et

$$f_K(\theta) = (1 - K^{-\eta/2}) \frac{\theta}{2\pi} + K^{-\eta/2} f(\kappa, \theta). \quad (2.8)$$

Nous supposons donc comme dans l'hypothèse 2.3 que les naissances et les morts ont lieu sur une échelle de temps rapide, mais que le taux de croissance reste borné. Nous supposons également que la consommation de ressources se fait avec un poids $\frac{1}{K}$ pour chaque individu et que la portée de consommation est d'ordre $K^{-\eta/2}$. Nous supposons enfin que la distance de dispersion est d'ordre $K^{-\eta/2}$ et que la distribution de l'angle de dispersion est uniforme sur $[-\pi, \pi]$, sauf avec probabilité $K^{-\eta/2}$, où elle suit une loi de von Mises. Ce scaling correspond donc à des plantes clonales de type *phalanx*, avec une légère tendance à suivre le gradient de ressources local.

Résultat 2.16 (EDP limite pour les plantes clonales de type *phalanx*)

Supposons $0 < \eta < 1$. Sous des hypothèses appropriées de convergence des mesures initiales ν_0^K et μ_0^K et si les coefficients du modèle individu-centré sont suffisamment réguliers, le processus $(\nu_t^K, t \geq 0)$ converge lorsque $K \rightarrow +\infty$ vers le processus déterministe $(\xi(t, u) du, t \geq 0)$, où ξ est solution de l'EDP

$$\begin{cases} \partial_t \xi(t, u) = \beta \Delta(\gamma(u) \xi(t, u)) + [b(u, r(t, u)) - d(u, r(t, u))] \xi(t, u) \\ \quad - \operatorname{div}[\gamma(u) F(u, \nabla r(t, u)) \xi(t, u)] \\ \partial_t r(t, u) = \nabla(\sigma(u) r(t, u)) + \phi(u) \cdot \nabla r(t, u) - \delta r(t, u) \xi(t, u), \\ \xi(t, u) = r(t, u) = 0, \quad \forall u \in \partial \mathcal{U}, \end{cases} \quad (2.9)$$

où les coefficients β , $\gamma(u)$, δ et $F(u, v)$ s'expriment explicitement en fonction de paramètres du modèle individu-centré.

L'énoncé de ce résultat est laissé volontairement imprécis concernant les hypothèses, les conditions initiales et la nature de la convergence car il n'est justifié que de façon heuristique dans l'article [P18], destiné à une audience biologiste. L'écriture d'une preuve complète de ce résultat fait partie des perspectives de ce chapitre.

L'EDP (2.9) est similaire à l'équation (2.5) du théorème 2.6. On retrouve en particulier les termes $\beta \Delta(\gamma(u) \xi(t, u))$ et $[b(u, r(t, u)) - d(u, r(t, u))] \xi(t, u)$ dans l'équation sur $\xi(t, u)$. Le terme non linéaire de compétition est remplacé par un terme non linéaire en ξ et ∇r . Les différences principales sont le couplage avec l'EDP d'advection-diffusion sur $r(t, u)$ et le terme $\operatorname{div}[\gamma(u) F(u, \nabla r(t, u)) \xi(t, u)]$. C'est cette dernière différence qui traduit les interactions entre plantes à travers le réseau qui les relie localement. En particulier, la dépendance de F en $\nabla r(t, u)$ provient de la dépendance du noyau de reproduction m_K en la direction préférentielle de reproduction $v_{u,\mu}$, qui approche le gradient de ressources.

L'EDP (2.9) montre comment se traduisent à une échelle macroscopique les interactions entre plantes clonales de type *phalanx* à travers leurs connections par rhizomes ou stolons, et permet de relier explicitement aux paramètres du modèle individu-centré les paramètres d'un modèle approché déterministe plus simple.

2.5 Travaux en cours, perspectives

2.5.1 Modèles spatiaux d'évolution avec compétition indirecte

Le phénomène de clustering de la section 2.3 pose plusieurs questions biologiquement pertinentes, dont l'étude (principalement numérique) a été initiée dans les stages de M2 de Feng Gao et Martin Andrade, que j'ai co-encadrés avec Régis Ferrière.

Au niveau du modèle individu-centré : Quelle est la vitesse d'apparition de cluster ? Quelle est la distance entre deux clusters ? Ces quantités peuvent-elles être étudiées dans certaines asymptotiques des paramètres du modèle ?

Au niveau des approximations déterministes : Comment caractériser les situations où le clustering se produit ? Peut-on analyser la forme ou la vitesse d'apparition des cluster et leur distance [278, 17, 4] ? Ces questions peuvent être abordées soit par une analyse similaire à celle de la section 1.5, soit par l'approche proposée dans [215].

D'autres questions biologiques fondamentales concernent l'effet de changements environnementaux sur l'évolution et la répartition spatiale d'une population. Il s'agit soit d'étudier l'adaptation des traits phénotypiques individuels lorsque les conditions environnementales changent progressivement, ou bien de quantifier la probabilité de survie d'une population lors d'un brusque changement environnemental (*evolutionary rescue* [238]). Ces questions sont par exemple pertinentes dans un contexte de changement climatique [183, 285, 263] ou d'adaptation de pathogènes aux traitements médicamenteux [123] (par exemple l'évolution de la résistance de bactéries à un antibiotique).

Survie à un changement environnemental extrême : On considère un modèle individu-centré dans un état stationnaire où les traits sont concentrés autour d'un phénotype donné, et on suppose qu'un brusque changement environnemental induit un changement du phénotype optimal. La probabilité de survie de la population dans cette situation dépend clairement de la queue de distribution de la population initiale, ainsi que de la probabilité qu'un individu non adapté au nouvel environnement produise des descendants mutants adaptés. Le premier point s'analyse plus facilement dans des modèles déterministes [4]. Le second est lié aux grandes déviations. On peut donc chercher à étudier le comportement asymptotique de la probabilité de survie en grande population et lorsque le changement environnemental est important.

Survie en population finie : Lorsque l'on ne fait pas d'hypothèses de grande population, il s'agit de comparer le temps d'extinction de la population avec le temps nécessaire à l'apparition d'un mutant adapté au nouvel environnement. Les queues de distribution de ces deux temps peuvent être comparées à l'aide des distributions quasi-stationnaires (cf. section 1.8.5).

2.5.2 Autres types d'interactions et autres résultats de convergence pour les plantes clonales

Cette partie décrit les projets de recherche en collaboration avec Fabien Campillo qui prolongent le travail de l'article [P18].

Comme mentionné dans la section 2.4, le résultat 2.16 n'est pas encore formellement prouvé. L'argument heuristique donné dans [P18] suggère que la loi du nombre de voisins d'un individu et de leurs positions doit converger lorsque $K \rightarrow +\infty$ vers une loi explicite. On peut donc chercher à étudier la dynamique de la densité d'individus avec k voisins, $k \geq 0$, et des positions de ses voisins. Au niveau individuel, cette densité est représentée par une mesure ponctuelle qui doit converger en grande population lorsqu'elle est correctement normalisée. La difficulté tient au couplage avec la dynamique des ressources, et particulièrement à l'influence de l'absorption locale de ressources sur le gradient de ressources.

Une fois le résultat 2.16 justifié, plusieurs autres questions biologiques se posent. Que se passe-t-il lorsque $\eta = 1$ (voir le théorème 2.8) ? Quel est le bon scaling pour les populations de plantes clonales de type *guérilla*, c'est-à-dire pour lesquelles (2.8) est remplacée par une loi sur les angles de dispersions qui n'est pas proche de la mesure uniforme ? D'autres scalings peuvent également être considérés, par exemple en supposant que la loi de l'angle de dispersion ne dépend pas de K , mais que le paysage de ressources est presque plat. Ce scaling correspond à un modèle avec ressources relativement homogènes, où les effets des différentes stratégies de reproduction des plantes clonales sont observés sur de grandes échelles spatiales.

2.5.3 Méthodes numériques pour les modèles individus-centrés en grande population

Il s'agit également de projets de recherche en collaboration avec Fabien Campillo.

Les simulations numériques des modèles individu-centrés présentés dans ce chapitre et le précédent sont toutes effectuées à l'aide de méthodes d'acceptation-rejet. Elles décrivent tous les événements de mort et de naissance qui se produisent et sont donc très coûteuses numériquement.

Plusieurs approximations ont été proposées dans la littérature, depuis l'extension naturelle du schéma d'Euler qui consiste à écrire le modèle individu-centré comme solution d'une équation différentielle stochastique dirigée par une mesure ponctuelle de Poisson $P(dt, de)$ sur $\mathbb{R}_+ \times E$, avec E un espace mesurable approprié, de la forme

$$\nu_t = \nu_0 + \iint_{[0,t] \times E} f(s, \nu_{s-}, e) P(ds, de),$$

puis à l'approcher par la solution de l'EDS

$$\hat{\nu}_t^k = \nu_0 + \iint_{[0,t] \times E} f(\lfloor ks \rfloor k^{-1}, \hat{\nu}_{\lfloor ks \rfloor k^{-1}}^k, e) P(ds, de).$$

Ceci revient à remplacer les temps exponentiels entre deux sauts par un nombre poissonnien de sauts entre deux instants de la forme i/k et $(i+1)/k$. Cette méthode est connue sous le nom de τ -leaping en chimie [132]. On peut également imaginer

remplacer la somme de ce nombre poissonnien de sauts par une variable aléatoire plus rapide à simuler, par exemple une variable aléatoire gaussienne.

L'analyse de la convergence de ces algorithmes dans le contexte des processus à valeurs mesures comme ceux étudiés dans les chapitres 1 et 2 reste ouverte. On s'attend à ce que ces deux méthodes approchent d'autant mieux le modèle individu-centré que la population est grande.

Une autre question importante dans un contexte plus général de modèles de naissance et mort est l'identification d'une méthode numérique efficace combinant la méthode de simulation exacte par acceptation-rejet lorsque la taille de la population est petite (sous un certain seuil) et une autre méthode approchée en grande population (au-dessus du seuil). Il s'agit d'identifier la valeur correcte du seuil pour des dynamiques de population avec fortes fluctuations [37].

2.5.4 Contrôle stochastique et applications en dynamique de populations

Julien Claisse, doctorant que je coencadre avec Denis Talay, travaille dans sa thèse sur le contrôle stochastique de dynamiques de populations. Il s'agit d'étendre les résultats classiques de la théorie du contrôle stochastique [185, 114] aux processus de naissance et mort avec ou sans composante de diffusion. En particulier, l'étude du contrôle stochastique de diffusions branchantes (dans la lignée de [266]) et des EDP non-linéaires associées est en cours. L'application de ces résultats à des problèmes de traitement optimal de cancers par action sur le système de régulation du pH est envisagée, en collaboration avec des médecins du groupe de Jacques Pouyssegur (Centre Lacassagne, Nice) [272, 273]. Julien Claisse a en particulier développé des modèles de croissance tumorale où chaque cellule est en interaction avec son environnement par le biais d'un flux de protons à travers sa membrane cellulaire. Ces modèles combinent les approches de [345, 56, 124, 321] et les enrichissent d'ingrédients aléatoires et spatiaux.

Chapitre 3

Splitting trees avec mutations neutres

3.1 Splitting tree, processus de contour avec sauts et processus ponctuel de coalescence

Une grande partie de la théorie mathématique classique de la génétique des populations [107, 326] se fonde sur l'observation cruciale que la généalogie associée au modèle de Moran (ou au modèle de Wright-Fisher dans la limite d'une population infinie) forme un processus de Markov très simple — le *coalescent de Kingman* [175, 176]. Le coalescent de Kingman d'une population de n individus numérotés de 1 à n est un processus de Markov $(\Pi_t, t \geq 0)$ à temps continu et à valeurs dans les partitions de $\{1, 2, \dots, n\}$ tel que chaque paire d'individus a un ancêtre commun t unités de temps avant la date d'échantillonnage si et seulement si leurs numéros sont dans un même bloc de la partition Π_t . Les taux de transitions de cette chaîne de Markov s'obtiennent par la règle que chaque paire de bloc du coalescent de Kingman coalesce (c'est-à-dire se réunit en un nouveau bloc unique) à taux 1, et qu'aucun triplet de blocs ne coalesce simultanément.

C'est cette description simple de la généalogie associée à la dynamique de population du modèle de Moran qui permet une étude approfondie de ce modèle. Elle permet notamment de caractériser facilement la loi du spectre de fréquence d'un échantillon dans le modèle de Moran avec mutations neutres à une infinité d'allèles.

Le modèle à une infinité d'allèles suppose que des mutations se produisent de façon poissonnienne le long des lignées ancestrales des individus. Plus précisément, conditionnellement à la généalogie de l'échantillon donnée par le coalescent de Kingman, les mutations se produisent aux instants de saut d'un processus de Poisson de paramètre fixé $\theta/2$ pour chaque bloc du coalescent de Kingman et indépendamment pour deux blocs différents. On suppose que les mutations n'ont pas d'effet sur la généalogie de la population (mutations *neutres*), et confèrent un nouveau type (ou allèle) à l'individu mutant et à ses descendants, distinct de tous les autres types déjà apparus dans la population (*infinité d'allèles*). Ainsi, l'allèle d'un individu est donné par la mutation la plus récente s'étant produite sur sa lignée ancestrale. Le spectre de fréquence (A_1, A_2, \dots, A_n) de cet échantillon s'obtient alors en définissant A_k comme le nombre d'allèles portés par exactement k individus dans l'échantillon.

Remarquons que $A_1 + 2A_2 + \dots + nA_n = n$. Le spectre de fréquence représente toute l'information obtenue en comparant les allèles des individus de l'échantillon. La *formule d'échantillonnage d'Ewens* [106] donne la loi du spectre de fréquence : pour tout $(a_1, \dots, a_n) \in \mathbb{N}^n$ tels que $\sum_{k=1}^n ka_k = n$,

$$\mathbb{P}(A_1 = a_1, \dots, A_n = a_n) = \frac{n!}{\theta(\theta+1) \dots (\theta+n-1)} \prod_{k=1}^n \frac{\theta^{a_k}}{a_k! k^{a_k}}.$$

Cette formule permet par exemple de construire l'estimateur du maximum de vraisemblance de θ ou d'étudier les proportions asymptotiques des différents allèles lorsque la taille de l'échantillon tend vers l'infini (distribution de Griffiths, Engen, McCloskey, ou GEM [325]).

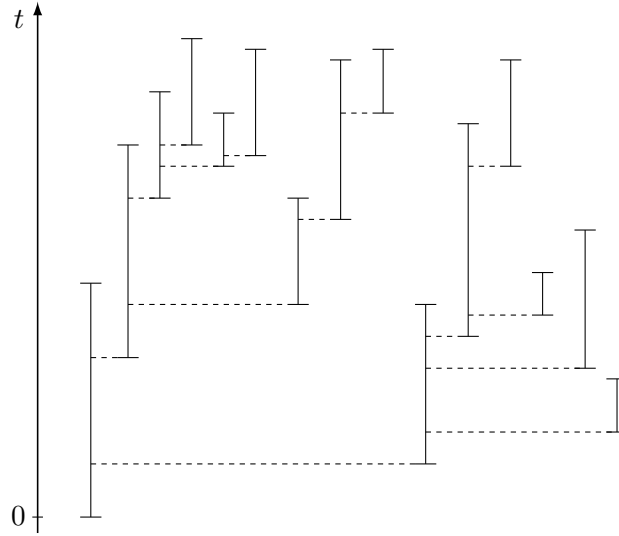


FIGURE 3.1 – Exemple de splitting tree

Il existe une autre famille de dynamiques de population dont la généalogie est un processus stochastique simple : les *splitting trees* [125]. Il s'agit de processus de branchement non nécessairement Markoviens, cas particuliers des processus de branchement généraux, ou processus de Crump-Mode-Jagers [167]. À la date $t = 0$, la population est composée d'un seul individu, appelé *ancêtre*. Les individus d'un splitting tree ont des durées de vie i.i.d. distribuées comme une v.a. V à valeurs dans $]0, +\infty]$, et les naissances ont lieu pendant la durée de vie de chaque individu selon des processus de Poisson de taux $b > 0$ indépendants. À chacune de ces naissances, un nouvel individu apparaît, avec une durée de vie (distribuée comme V) et des instants de reproduction (poissonniens de paramètre b) indépendants des précédents. La loi d'un splitting tree est donc uniquement caractérisée par la mesure

$$\Lambda(dx) = b\mathbb{P}(V \in dx),$$

appelée *mesure de durée de vie (lifespan measure)*. En général, le nombre N_t d'individus vivant au temps t ne forme pas un processus de Markov, sauf lorsque V est une v.a. exponentielle (N_t est alors un processus de naissance et de mort linéaire), ou lorsque $V = +\infty$ p.s. (N_t est alors un processus de Yule). La figure 3.1 représente une réalisation d'un splitting tree.

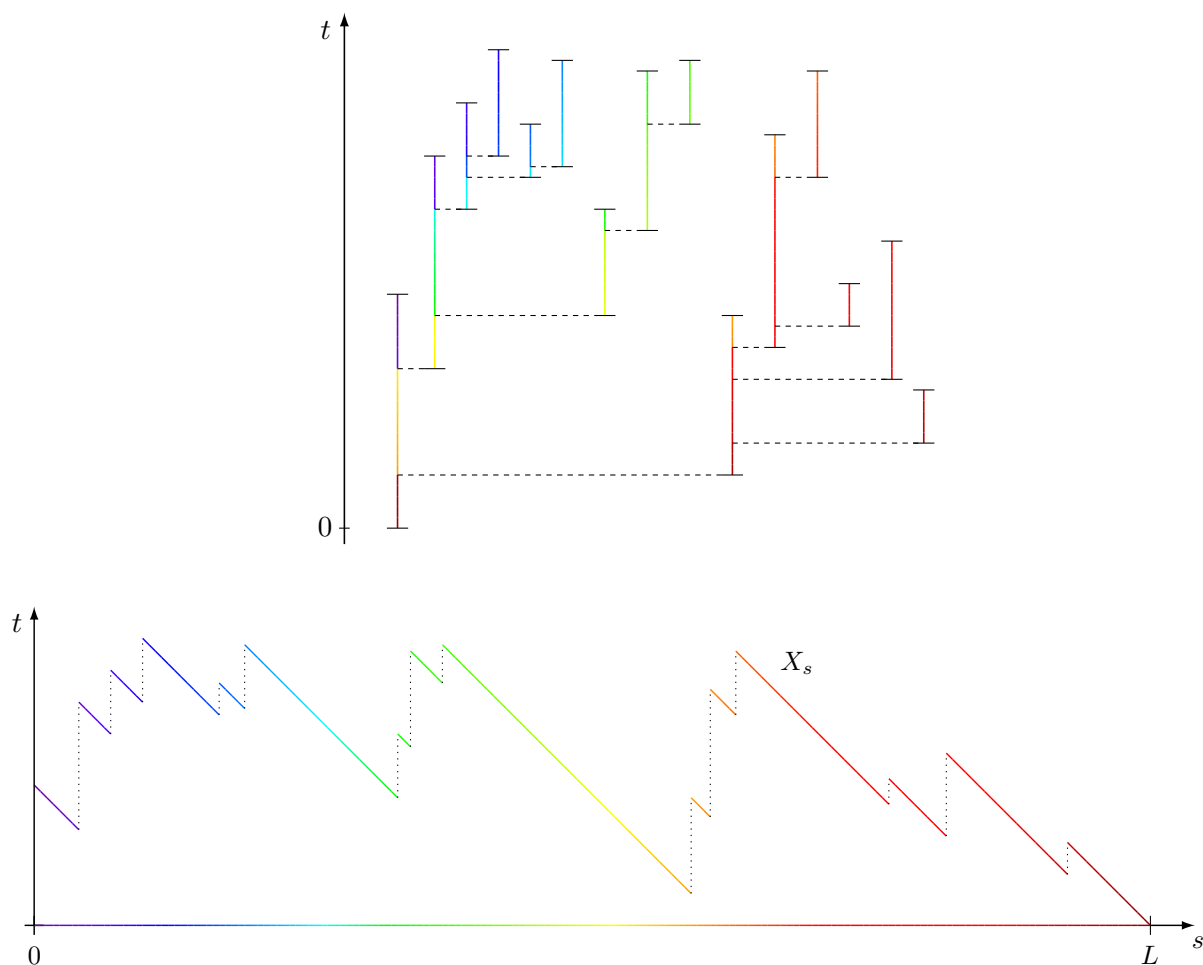


FIGURE 3.2 – Le processus de contour avec sauts $(X_s, 0 \leq s \leq L)$ associé au splitting tree de la fig. 3.1. Un dégradé de couleurs est utilisé pour indiquer l'ordre de parcours des différentes parties de l'arbre.

La généalogie associée à un splitting tree peut être décrite à l'aide du *processus de contour avec saut* associé, obtenu en remontant la durée de vie des individus avec vitesse 1 dans un ordre précis. Le processus de contour a pour valeur initiale la durée de vie de l'ancêtre, puis il décroît avec pente -1 pendant la durée de vie de l'ancêtre après sa dernière reproduction (s'il y en a eu une). À cet instant, le processus de contour saute de la durée de vie du dernier enfant de l'ancêtre, puis descend avec pente -1 pendant la durée de vie de cet individu après sa dernière reproduction. S'il s'est reproduit, alors la procédure précédente recommence, sinon, après avoir parcouru la totalité de la durée de vie de cet individu, le processus de contour continue à décroître avec pente -1 le long de l'intervalle de vie de l'ancêtre entre sa dernière et son avant-dernière reproduction. La construction se poursuit ainsi jusqu'à ce que le processus de contour atteigne le niveau 0, ce qui correspond à avoir parcouru la totalité de la durée de vie de l'ancêtre (et donc la totalité du splitting tree). L'ordre de parcours du splitting tree de la figure 3.1 par le processus de contour est indiqué avec un dégradé de couleurs dans la figure 3.2.

Cette construction ne parcourt la totalité de l'arbre que lorsqu'il est fini. Dans ce cas, si L est la longueur totale du splitting tree, le processus de contour est un processus $(X_s, 0 \leq s \leq L)$ à valeurs dans \mathbb{R}_+ , où le temps s de parcours n'a pas de sens biologique. Dans le cas où le splitting tree est infini, si l'on s'intéresse à la population vivante avant une date t donnée, on peut construire de la même manière le processus de contour associé au splitting tree *tronqué* au-dessus de la date t , obtenu en retirant toutes les parties de branches correspondant à des intervalles de vie inclus dans $]t, +\infty[$, comme illustré dans la figure 3.3.

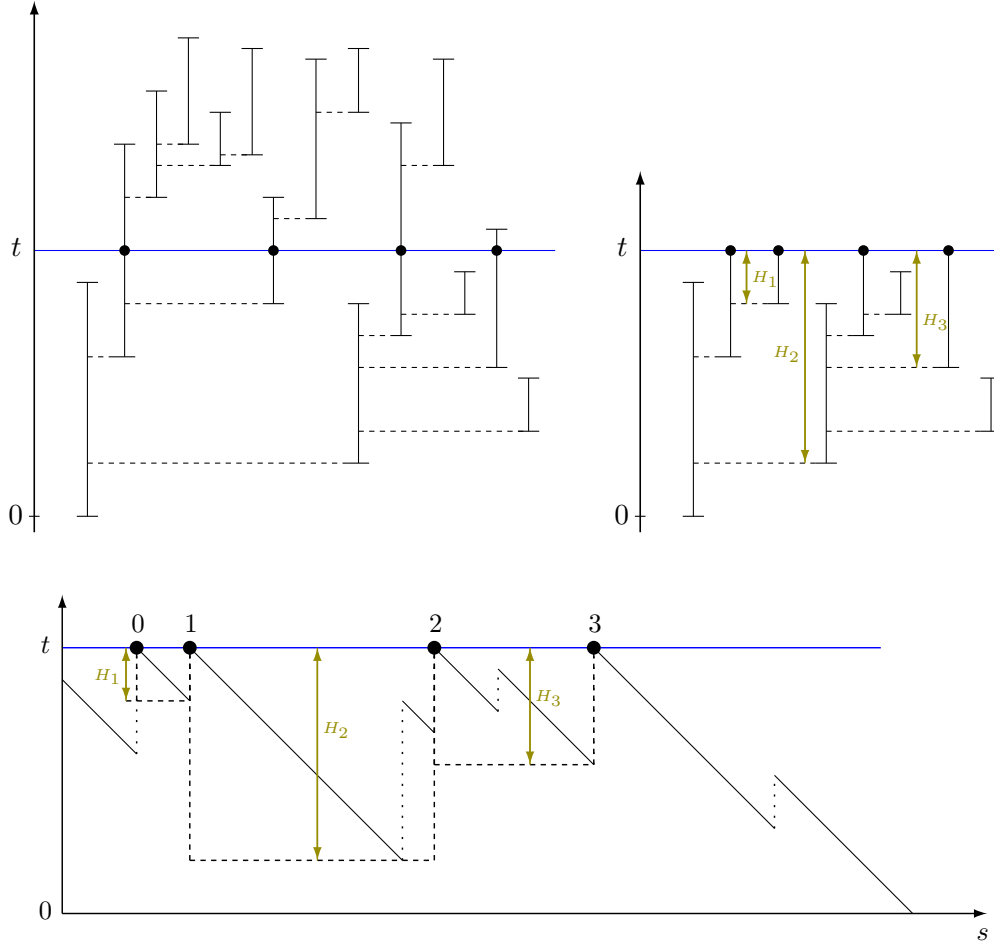


FIGURE 3.3 – Le splitting tree de la fig. 3.1 (à gauche), le même splitting tree tronqué au-dessus du niveau t (à droite) et son processus de contour (en bas). Les individus vivant à la date t sont représentés par des points noirs et les temps de coalescence $(H_i)_{i=1,2,3}$ entre deux individus successifs sont indiqués.

En examinant la construction du processus de contour, grâce aux propriétés classiques des processus de Poisson, il apparaît que chaque saut se produit après le précédent au bout de temps exponentiels i.i.d. de paramètres b et que les amplitudes des sauts sont i.i.d. de même loi que V . Ainsi, le processus de contour avec saut d'un splitting tree est un processus de Poisson composé avec drift -1 issu de V et stoppé à son premier temps d'atteinte de 0. En particulier, c'est un processus de Lévy sans

saut négatif d'exposant de Laplace

$$\psi(x) = x - \int_{]0, +\infty[} (1 - e^{-rx}) \Lambda(dr), \quad \forall x \geq 0, \quad (3.1)$$

dont il est classique de caractériser les probabilités de sortie d'intervalles [19] à l'aide de la *fonction d'échelle* W caractérisée par sa transformée de Laplace

$$\int_0^\infty e^{-rx} W(r) dr = \frac{1}{\psi(x)}, \quad \forall x > \alpha, \quad (3.2)$$

où α est la plus grande racine de ψ sur \mathbb{R}_+ .

Les résultats précédents ont été démontrés par A. Lambert [196] dans le cas plus général où la mesure Λ n'est pas nécessairement finie. Pour nos besoins, nous utiliserons uniquement le résultat suivant.

Théorème 3.1 (le contour d'un splitting tree est un processus de Lévy [196])

- (i) *Le processus de contour avec sauts d'un splitting tree de mesure de durée de vie Λ finie tronqué au-dessus de la date t est un processus fortement markovien composé d'une trajectoire \mathcal{E}_0 issue de V d'un processus de Lévy sans sauts négatifs d'exposant de Laplace (3.1) tuée au premier instant d'atteinte de $[t, +\infty[$, suivie d'excursions sous t indépendantes, $\mathcal{E}_1, \mathcal{E}_2, \dots$, du même processus de Lévy, le tout tué au premier instant d'atteinte de 0.*
- (ii) *La taille N_t de la population à la date t est égale à $\inf\{i \geq 0 : \mathcal{E}_i \text{ touche } 0\}$.*
- (iii) *Si H_i désigne la profondeur de l'excursion \mathcal{E}_i pour $i \geq 1$, la suite $(H_i)_{i \geq 1}$ est i.i.d. de loi caractérisée par la relation*

$$\mathbb{P}(H_1 > x) = \frac{1}{W(x)},$$

où W est caractérisée par (3.2).

La figure 3.3 représente le processus de contour du splitting tree tronqué, les individus vivant à la date t et les v.a. H_1, H_2, H_3 . La v.a. H_4 est strictement supérieure à t et n'apparaît donc pas dans le processus de contour.

Les v.a. $(H_i)_{i \geq 1}$ du théorème précédent caractérisent la généalogie des individus vivant à la date t . En effet, si l'on numérote (en commençant par 0) les individus vivant à la date t dans leur ordre de parcours par le processus de contour, il est clair que H_i est le *temps de coalescence* entre les individus $i - 1$ et i , c'est-à-dire le temps depuis leur plus récent ancêtre commun (cf. fig. 3.3). On peut donc représenter cette généalogie à l'aide des v.a. i.i.d. $(H_i)_{i \geq 1}$ comme dans la figure 3.4 : on trace verticalement une ligne (ou *branche*) infinie numérotée 0, puis des *branches* numérotées 1, 2, ... de hauteurs H_1, H_2, \dots jusqu'à la première v.a. H_i supérieure à t (exclue). On obtient ensuite l'arbre généalogique des individus 0, 1, ..., $N_t - 1$ vivant à t , identifiés aux branches de mêmes numéros, en traçant vers la gauche une ligne horizontale reliant les extrémités de chaque branche $i \geq 1$ à la dernière branche $j \leq i$ telle que $H_j \geq H_i$.

L'arbre généalogique ainsi construit s'appelle *processus ponctuel de coalescence* et a été introduit pour la première fois dans le cas critique markovien dans [286, 3].

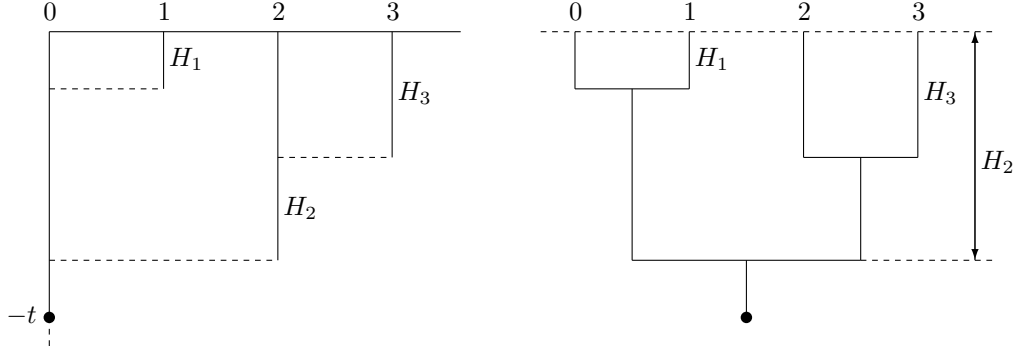


FIGURE 3.4 – Le processus ponctuel de coalescence à la date t associé au splitting tree de la fig. 3.1 (à gauche) et l’arbre généalogique des individus vivant à t (à droite). L’ancêtre est indiqué par un point noir. Les hauteurs $(H_i)_{i=1,2,3}$ sont celles obtenues dans la fig. 3.3.

L’indépendance des v.a. H_i dans cette construction permet d’étudier de nombreuses propriétés fines de la généalogie de la population et a été exploitée dans de nombreux travaux [195, 197, 295, 199, 202, 201, 200, 297, 68, 198, P17, P20, P21]. L’objet de ce chapitre est de décrire les références [P17, P20, P21].

3.2 Spectre de fréquence moyen dans les splitting trees avec mutations neutres [P17]

Les résultats présentés ici sont issus des publications [P17] en collaboration avec Amaury Lambert et [P20] en collaboration avec Amaury Lambert et Mathieu Richard, et portent sur le spectre de fréquence dans les splitting trees avec mutations neutre à une infinité d’allèles.

On considère un splitting tree défini comme dans la section précédente, et on suppose que des mutations se produisent pendant la durée de vie des individus selon des processus de Poisson de paramètres $\theta > 0$ indépendants pour chaque individu. Les mutations sont neutres au sens où elles n’influent pas sur la construction du splitting tree, et elles correspondent au modèle à une infinité d’allèles au sens où chaque mutation confère un nouveau type (ou *allèle*) à l’individu mutant, différent de tous ceux déjà apparus dans la population, et où la seule information allélique disponible pour un individu est la dernière mutation qu’a subie sa lignée ancestrale (en particulier, on ne peut pas savoir si un individu partage une mutation dans sa lignée ancestrale avec la lignée ancestrale d’un autre individu d’allèle différent). Un individu dont la lignée ancestrale n’a subi aucune mutation est dit *d’allèle ancestral*.

Ces mutations se traduisent au niveau du processus ponctuel de coalescence comme arrivant selon des processus de Poisson indépendants de paramètre θ le long de chaque branche (cf. fig 3.5). L’objectif principal de [P17] est de calculer l’espérance du spectre de fréquence au temps $t \geq 0$ dans ce modèle, défini par la suite $(A_\theta(k, t), k \geq 1)$ et la v.a. $Z_0(t)$, où $A_\theta(k, t)$ est le nombre d’allèles *non ancestraux* portés par exactement k individus vivant au temps t , et $Z_0(t)$ est le nombre d’individus d’allèle ancestral vivant à la date t . Par exemple, dans la figure 3.5,

$Z_0(t) = 0$, $A_\theta(1, t) = 2$ (les allèles e et f), $A_\theta(2, t) = 3$ (les allèles a , b et d), $A_\theta(3, t) = 1$ (l'allèle c) et $A_\theta(k, t) = 0$ pour tout $k \geq 4$.

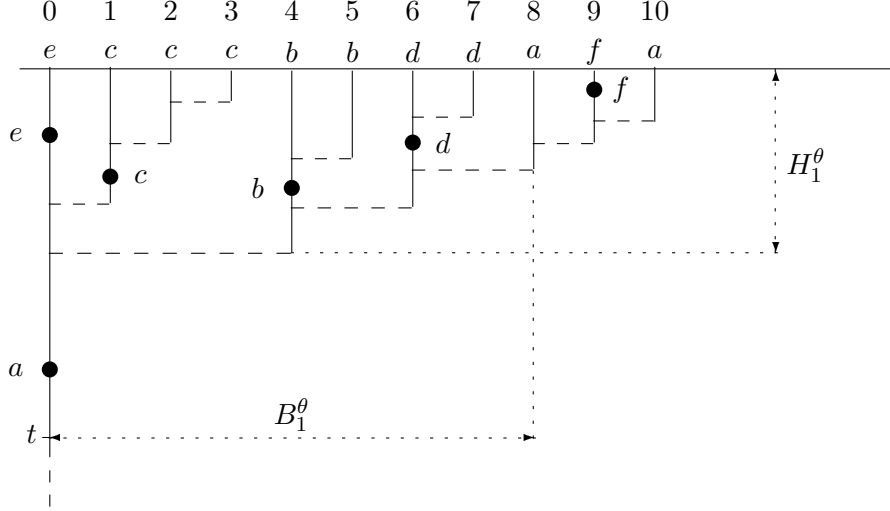


FIGURE 3.5 – Processus ponctuel de coalescence avec mutations et première lignée clonale. L'allèle correspondant à chaque mutation est indiqué par une lettre minuscule. On a ici $\{8, 10\} \subset \mathcal{E}^\theta$, $B_1^\theta = 8$ et H_1^θ est défini comme le maximum des longueurs de branches H_1, \dots, H_8 . On a également $B_2^\theta = 2$.

Afin d'étudier le spectre de fréquence, il est évidemment crucial de pouvoir décrire le processus ponctuel de coalescence associé au splitting tree clonal, obtenu en supprimant tous les intervalles de vie d'individus pendant lesquelles ils sont d'allèle non ancestral. Dans ce but, on considère le processus ponctuel de coalescence infini obtenu à partir de la suite infinie des v.a. i.i.d. H_i , $i \geq 1$, on lui ajoute des mutations selon des processus de Poisson de paramètre θ indépendants le long de chaque branche, et on introduit l'ensemble \mathcal{E}^θ des individus qui n'ont subi aucune mutation depuis que leur lignée ancestrale a divergé de la branche 0. On pose $K_0^\theta = 0$ et on définit pour tout $i \geq 1$ K_i^θ comme le numéro du $i^{\text{ème}}$ individu dans \mathcal{E}^θ . On note également $B_i^\theta = K_i^\theta - K_{i-1}^\theta$ et

$$H_i^\theta = \max\{H_j : K_i^\theta < j \leq K_{i+1}^\theta\}.$$

Ces notations sont illustrées dans la figure 3.5.

On note H , B^θ et H^θ pour H_1 , B_1^θ et H_1^θ , et pour tout $x \geq 0$ et $0 < \gamma \leq 1$

$$W(x, \gamma) = \frac{1}{1 - \gamma \mathbb{P}(H \leq x)} \quad \text{et} \quad W_\theta(x, \gamma) = \frac{1}{1 - \mathbb{E}(\gamma^{B^\theta}; H^\theta \leq x)}.$$

On note également $W_\theta(x) = W_\theta(x, 1)$.

Théorème 3.2 (caractérisation de la loi de (B^θ, H^θ))

La suite $((B_i^\theta, H_i^\theta), i \geq 1)$ est i.i.d. et pour tout $x \geq 0$ et $0 < \gamma \leq 1$,

$$W_\theta(x, \gamma) = e^{-\theta x} W(x, \gamma) + \theta \int_0^x W(y, \gamma) e^{-\theta y} dy.$$

Ce résultat se démontre par des méthodes de processus de renouvellement. Notre résultat principal est le suivant.

Théorème 3.3 (espérance du spectre de fréquence)

Soit $t \geq 0$. Pour tout $0 < y < t$, on note $A_\theta(k, t, y)$ le nombre d'allèles non ancestraux d'âge inférieur à y (c'est-à-dire issus d'une mutation apparue dans l'intervalle de temps $[t - y, t]$) portés par exactement k individus vivant à la date t . Rappelons que N_t désigne la taille de la population à la date t , et que $Z_0(t)$ est le nombre de porteurs de l'allèle ancestral vivant à la date t . Alors, pour tout $0 < u \leq 1$ et $k \geq 1$,

$$\mathbb{E} [u^{N_t-1} A_\theta(k, t, y) \mid N_t \neq 0] = \frac{W(t, u)^2}{W(t)} \int_0^{y \wedge t} \frac{\theta e^{-\theta x}}{W_\theta(x, u)^2} \left(1 - \frac{1}{W_\theta(x, u)}\right)^{k-1} dx$$

et

$$\mathbb{E} [u^{N_t-1} \mathbb{1}_{Z_0(t)=k} \mid N_t \neq 0] = \frac{W(t, u)^2}{W(t)} \frac{e^{-\theta t}}{W_\theta(t, u)^2} \left(1 - \frac{1}{W_\theta(t, u)}\right)^{k-1}.$$

Sont également obtenues dans [P17] des expressions similaires pour l'espérance du nombre d'allèles distincts vivant à la date t et de l'*homozygotie*, définie comme la probabilité que deux individus choisis au hasard dans la population ont même allèle, ainsi que certaines expressions conditionnellement à $\{N_t = n\}$. Nous prouvons également la convergence presque sûre de $A(k, t)/N_t$ vers une limite explicite, en combinant le résultat précédent avec des outils classiques sur les processus de branchement comptés avec des caractéristiques aléatoires (*branching processes counted with random characteristics* [167, 168, 324]).

L'article [P20] passe en revue les résultats précédents et des résultats similaires dans le cas où les mutations n'ont pas lieu au cours de la vie des individus, mais seulement à leur naissance (voir également [297]). Les techniques précédentes ne s'appliquent pas aussi facilement dans ce cas puisque les instants de naissance ne sont pas faciles à décrire dans le processus ponctuel de coalescence.

3.3 Taille des plus grandes familles et âge des plus vieilles familles [P20, P21]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P21] en collaboration avec Amaury Lambert. Ils font suite aux résultats de la section précédente et visent à décrire le comportement des tailles (respectivement âges) des plus grandes (respectivement anciennes) familles vivant à une date t lorsque $t \rightarrow +\infty$. On appelle famille d'allèle a à la date t l'ensemble des individus vivant à la date t porteurs de l'allèle a . Sa taille est le nombre d'individus qui la composent, et son âge est la durée écoulée depuis la mutation a .

Afin de pouvoir considérer une asymptotique en temps grand, on suppose que le splitting tree de départ est sur-critique, c'est-à-dire que $\int_{[0, +\infty]} r \Lambda(dr) > 1$, ou de façon équivalente que l'exposant de Laplace ψ du processus de contour, donné par (3.1), a une plus grande racine $\alpha > 0$, appelée *paramètre malthusien*. Le paramètre α gouverne la croissance du splitting tree, puisque la probabilité de non-extinction du splitting tree est α/b , la fonction d'échelle satisfait $W(t) \sim e^{\alpha t}/\psi'(\alpha)$ lorsque $t \rightarrow +\infty$ et on a la relation $\mathbb{E}(N_t \mid N_t \neq 0) = W(t)$ [196].

Pour tout $x > 0$, on note $L_t(x)$ le nombre de familles à la date t de taille supérieure ou égale à x (L pour *large*), et pour tout $0 \leq s \leq t$, on note $O_t(s)$ le nombre de familles à la date t d'âge supérieur ou égal à s (O pour *old*).

Le résultat suivant découle du théorème 3.3 et du comportement asymptotique des fonctions $W_\theta(x)$ et $W(x)$ lorsque $x \rightarrow +\infty$.

Théorème 3.4 (convergence du nombre moyen de familles fréquentes)

(a) On suppose que $\alpha > \theta$. Pour toute constante $c \geq 0$, on pose $x_t(c) = ce^{(\alpha-\theta)t}$. Alors

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}[L_t(x_t(c)) \mid N_t \neq 0] \\ = \frac{\alpha - \theta}{\alpha} \int_0^\infty \exp\left(\alpha y - c \frac{\alpha - \theta}{\alpha} \psi'(\alpha) e^{(\alpha-\theta)y}\right) (\theta dy + \delta_0(dy)). \end{aligned}$$

(b) On suppose que $\alpha < \theta$. Pour toute constante $c \in \mathbb{R}$, on pose

$$x_t(c) := \frac{\alpha t - \frac{\theta}{\theta-\alpha} \log t}{|\log \varphi(\theta)|} + c, \quad (3.3)$$

où $\varphi(\theta) = 1 - \psi(\theta)/\theta$. Alors

$$\mathbb{E}[L_t(x_t(c)) \mid N_t \neq 0] \sim A(\theta) \varphi(\theta)^{c-1+\{-x_t(c)\}}$$

lorsque $t \rightarrow +\infty$, où la constante $A(\theta)$ est explicite et $\{x\}$ est la partie fractionnaire du réel x , $\{x\} = x - \lfloor x \rfloor$, où $\lfloor \cdot \rfloor$ est la fonction partie entière.

(c) On suppose que $\alpha = \theta$. Pour toute constante $c \in \mathbb{R}$, on pose

$$x_t(c) := \frac{\alpha^2}{4\psi'(\alpha)} \left(t - \frac{\log t}{2\alpha} + c \right)^2. \quad (3.4)$$

Alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}[L_t(x_t(c)) \mid N_t \neq 0] = \sqrt{\frac{2\pi}{\alpha}} e^{1+\alpha B - \frac{\psi'(\alpha)}{2}} e^{-\alpha c},$$

$$\text{où } B := \int_0^\infty (\psi'(\alpha) W(y) e^{-\alpha y} - 1) dy.$$

Théorème 3.5 (convergence du nombre moyen de familles anciennes)

(a) On suppose que $\alpha < \theta$. Pour toute constante $a \in \mathbb{R}$,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}\left[O_t\left(\frac{\alpha t}{\theta} + a\right) \mid N_t \neq 0\right] = \frac{\psi(\theta)}{\theta \psi'(\alpha)} e^{-\theta a}.$$

(b) On suppose que $\alpha = \theta$. Pour toute constante $a \in \mathbb{R}$,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbb{E}\left[O_t\left(t - \frac{\log t}{\alpha} + a\right) \mid N_t \neq 0\right] = \frac{e^{-\alpha a}}{\alpha}.$$

Dans le théorème 3.4, $x_t(c)$ donne l'ordre de grandeur de la taille des plus grandes familles dans le cas où le splitting tree clonal est sous-critique ($\alpha < \theta$), critique ($\alpha = \theta$) ou sur-critique ($\alpha > \theta$). Dans le théorème 3.5, les plus anciennes familles ont un âge de l'ordre de $\alpha t / \theta$ lorsque les familles sont sous-critiques et $t - \log t / \alpha$ lorsque les familles sont critiques.

Le second groupe de résultats de [P21] précise les précédents en montrant la convergence du processus ponctuel des tailles des plus grandes familles (ou des âges des plus anciennes familles) convenablement renormalisé. Nous allons donner l'idée de la preuve pour les plus grandes familles. Étant donné un paramètre s_t , on découpe le processus ponctuel de coalescence au-dessus de s_t en une famille de sous-processus ponctuels de coalescence de hauteur $t - s_t$, comme dans la figure 3.6. On obtient alors une famille de sous-arbres $(\mathcal{T}_i)_{1 \leq i \leq N_{t,s_t}}$ où N_{t,s_t} est le nombre d'individus vivant à la date s_t ayant des descendants vivant à la date t . Par construction du processus ponctuel de coalescence, il est clair que N_{t,s_t} suit une loi géométrique de paramètre $\mathbb{P}(H > t \mid H > t - s_t) = W(t - s_t)/W(t) \sim e^{-\alpha s_t}$, et que les sous-arbres \mathcal{T}_i , $1 \leq i \leq N_{t,s_t}$ sont des processus ponctuels de coalescence i.i.d. de hauteur $t - s_t$.

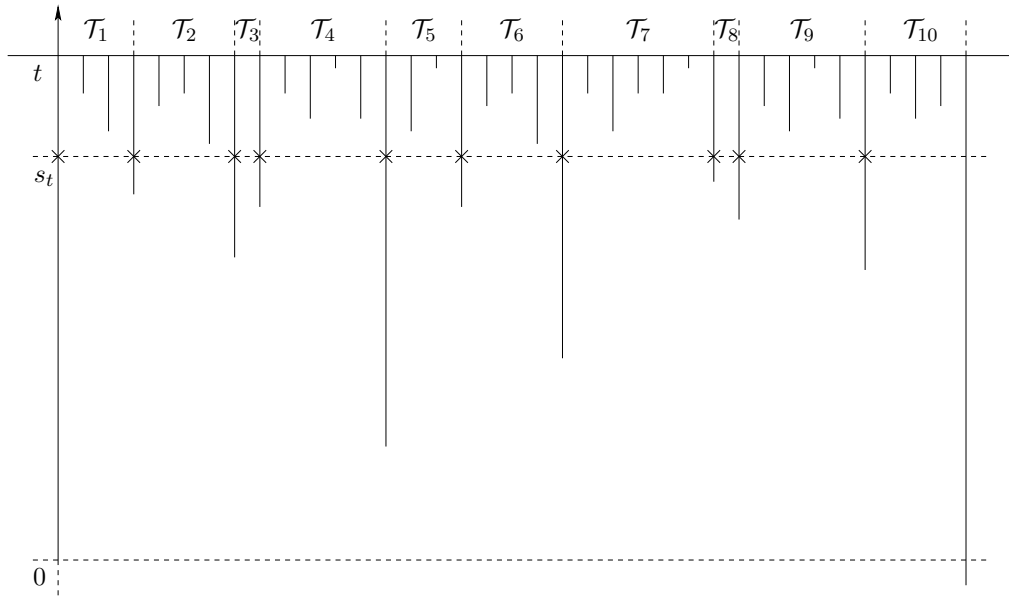


FIGURE 3.6 – Construction des sous-arbres $(\mathcal{T}_i)_{1 \leq i \leq N_{t,s_t}}$. La dernière branche représentée est la première de hauteur supérieure à t (la $N_t^{\text{ème}}$). Les croix représentent les individus vivant à la date s_t ayant une descendance vivante à la date t , qui sont donnés par chaque branche de hauteur supérieure à $t - s_t$. Ici, $N_{t,s_t} = 10$.

L'idée est de choisir convenablement s_t de façon à ce que $N_{t,s_t} \rightarrow +\infty$ (c'est-à-dire $s_t \rightarrow +\infty$), s_t est supérieur à l'ordre de grandeur de l'âge des plus grandes familles, et que la probabilité qu'il existe une famille plus grande que $x_t(c)$ (défini dans le théorème 3.4) dans l'un des sous-arbres \mathcal{T}_i est petite (ces deux derniers points nécessitent en particulier que $t - s_t \rightarrow +\infty$). Avec un tel choix, on peut montrer premièrement que les tailles des plus grandes familles dans le processus ponctuel

de coalescence complet sont données avec grande probabilité par les plus grandes valeurs de la taille de la plus grande famille dans chaque sous arbre \mathcal{T}_i (qui sont des v.a. indépendantes), et deuxièmement que, puisque $\mathbb{P}[L_{t-s_t}(x_t(c)) \geq 1 \mid N_{t-s_t} \neq 0]$ est petite, on a

$$\mathbb{P}[L_{t-s_t}(x_t(c)) \geq 1 \mid N_{t-s_t} \neq 0] \sim \mathbb{E}[L_{t-s_t}(x_t(c)) \mid N_{t-s_t} \neq 0]$$

lorsque $t \rightarrow +\infty$. L'expression exacte du membre de droite étant connue, on peut alors calculer la loi des tailles des plus grandes familles en utilisant les méthodes classiques de la théorie des valeurs extrêmes [212].

Afin d'énoncer nos résultats, nous définissons $X_t^{(1)} \geq X_t^{(2)} \geq \dots \geq X_t^{(k)} \geq \dots$ le réarrangement décroissant des tailles des familles à la date t . Par convention, $X_t^{(k)} = 0$ si k est plus grand que le nombre total d'allèles vivant à la date t . De même, on note $A_t^{(1)} \geq A_t^{(2)} \geq \dots \geq A_t^{(k)} \geq \dots$ le réarrangement décroissant des âges des familles à la date t , avec la même convention. On introduit également $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ l'ensemble des mesures positives σ -finies sur \mathbb{R} , finies sur \mathbb{R}_+ , et on appelle *semi-vague* la topologie sur $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ induite par les fonctions

$$\nu \in \mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R}) \mapsto \int_{\mathbb{R}} u(x) \nu(dx),$$

où u parcourt l'ensemble des fonctions continues bornées sur \mathbb{R} à support borné inférieurement. Cette topologie est plus forte (resp. moins forte) que la topologie de la convergence vague (resp. étroite).

Théorème 3.6 (convergence du processus ponctuel des tailles des familles)

- (a) *On suppose que $\alpha < \theta$. Il existe $n_0 \in \mathbb{N}$ tel que, pour $n \in \mathbb{N}$, il existe une unique solution $t_n > 0$ à l'équation $x_{t_n}(0) = n$, où $x_t(c)$ est défini dans (3.3). Alors la famille $(Z_n)_{n \geq n_0}$ de mesures ponctuelles sur \mathbb{Z} définies par*

$$Z_n := \sum_{k \geq 1} \delta_{X_{t_n}^{(k)} - n} = \sum_{k \geq 1} \delta_{X_{t_n}^{(k)} - x_{t_n}(0)}$$

sous $\mathbb{P}(\cdot \mid N_{t_n} \neq 0)$ converge en loi lorsque $n \rightarrow +\infty$ dans $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ muni de la topologie semi-vague vers un mélange de mesures ponctuelles de Poisson sur \mathbb{Z} de mesure intensité

$$\mathcal{E} A(\theta) \frac{\psi(\theta)}{\theta} \sum_{c \in \mathbb{Z}} \varphi(\theta)^{c-1} \delta_c,$$

où le coefficient de mélange \mathcal{E} est une v.a. exponentielle de paramètre 1.

- (b) *On suppose que $\alpha = \theta$. Alors la famille $(Z_t, t \geq 0)$ de mesures ponctuelles sur \mathbb{R} définies par*

$$Z_t := \sum_{k \geq 1} \delta_{\sqrt{X_t^{(k)}} - \frac{\alpha}{2\sqrt{\psi'(\alpha)}}(t - \frac{\log t}{2\alpha})}$$

sous $\mathbb{P}(\cdot \mid N_t \neq 0)$ converge en loi lorsque $t \rightarrow +\infty$ dans $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ muni de la topologie semi-vague vers un mélange de mesures poncutelles de Poisson sur \mathbb{R} de mesure intensité

$$\mathcal{E} \sqrt{2\pi\alpha} e^{1+\alpha B - \frac{\psi'(\alpha)}{2}} e^{-\alpha c} dc,$$

où le coefficient de mélange \mathcal{E} est une v.a. exponentielle de paramètre 1.

Théorème 3.7 (convergence du processus ponctuel des âges des familles)

- (a) On suppose que $\alpha < \theta$. Alors la famille $(Z_t, t \geq 0)$ de mesures ponctuelles sur \mathbb{R} définie par

$$Z_t := \sum_{k \geq 1} \delta_{A_t^{(k)} - \frac{\alpha t}{\theta}}$$

sous $\mathbb{P}(\cdot \mid N_t \neq 0)$ converge en loi lorsque $t \rightarrow +\infty$ dans $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ muni de la topologie semi-vague vers un mélange de mesures ponctuelles de Poisson sur \mathbb{R} de mesure intensité

$$\mathcal{E} \frac{\psi(\theta)}{\psi'(\alpha)} e^{-\theta a} da,$$

où le coefficient de mélange \mathcal{E} est une v.a. exponentielle de paramètre 1.

- (b) On suppose que $\alpha = \theta$. Alors la famille $(Z_t, t \geq 0)$ de mesures ponctuelles sur \mathbb{R} définie par

$$Z_t := \sum_{k \geq 1} \delta_{A_t^{(k)} - t + \frac{\log t}{\alpha}}$$

sous $\mathbb{P}(\cdot \mid N_t \neq 0)$ converge en loi lorsque $t \rightarrow +\infty$ dans $\mathcal{M}_{F+}(\mathbb{R})$ muni de la topologie semi-vague vers un mélange de mesures ponctuelles de Poisson sur \mathbb{R} de mesure intensité

$$\mathcal{E} e^{-\theta a} da,$$

où le coefficient de mélange \mathcal{E} est une v.a. exponentielle de paramètre 1.

Le théorème 3.6 (a) a la particularité de n'énoncer la convergence que le long d'une sous-suite en temps. Ceci est dû au fait que, si la taille des plus grandes familles tend vers l'infini lorsque $t \rightarrow +\infty$, les fluctuations aléatoires dans ces tailles restent d'ordre 1. Puisque les tailles de familles sont entières, on ne peut donc avoir convergence que le long d'une sous-suite choisie par exemple de manière à ce que la taille moyenne de la plus grande famille soit entière. Ces résultats montrent en particulier que les tailles et les âges des familles dans un processus de branchement ont un comportement très différent du cas du coalescent de Kingman [88, 107, 93].

Certains des résultats des théorèmes 3.6 et 3.7 sont similaires à ceux démontrés dans [168, 324] pour des processus de Crump-Mode-Jagers généraux, mais avec des mutations à la naissance. Le cas des familles clonales sur-critiques reste ouvert. Un résultat à ce sujet a été énoncé dans [324], mais sa preuve semble fausse car elle applique le théorème principal de [168] dans un cas où ses hypothèses ne sont pas vérifiées (voir également [294]).

3.4 Travaux en cours, perspectives

Les splitting trees ont fait l'objet de nombreux travaux [197, 295, 202, 201, 68, P17, P20, P21] depuis la découverte de leur lien avec les processus ponctuels de coalescence [286, 196]. Un grand nombre de questions restent ouvertes, en lien plus ou moins direct avec les articles décrits ci-dessus.

3.4.1 Dynamique des tailles des plus grandes familles en fonction du taux de mutation, et arbres de recombinaison de Sabeti

La motivation des articles [P17, P21] provient des travaux de Sabeti et ses co-auteurs [306], qui portent sur la détection d'une sélection positive sur un gène à partir de données moléculaires. On considère une grande population au sein de laquelle une petite sous-population porteuse d'un gène mutant est supposée sous sélection positive. On échantillonne un groupe d'individus dans cette sous-population dont on séquence l'ADN, et on se concentre sur la séquence nucléotidique au voisinage du gène sous sélection. Les recombinaisons induisent des différences entre les séquences de l'échantillon. Dans le cas d'une sous-population de petite taille, chaque recombinaison avec une séquence porteuse du gène sélectionné fait apparaître avec grande probabilité une nouvelle portion d'ADN différente de la séquence de l'ancêtre commun de la population mutante. Les biologistes peuvent identifier ces parties recombinantes et le lieu où la recombinaison s'est produite. Il est alors possible de les représenter avec un *arbre de recombinaison* [306] dont la racine est le gène sélectionné et qui se divise en fonction de la distance à ce gène le long de la séquence d'ADN à chaque fois qu'une nouvelle recombinaison est détectée dans l'échantillon. Ainsi, à une distance fixée du gène, l'arbre partitionne l'échantillon en groupes d'individus ayant subi les mêmes recombinaisons sur la portion d'ADN définie par cette distance.

Le problème des biologistes se formule naturellement dans le contexte des *splitting trees* avec mutations neutres : la sous-population sélectionnée étant petite, il y a peu de compétition entre ses individus et elle croît donc comme un processus de branchement. De plus, les recombinaisons ont un effet quasiment neutre puisqu'on ne considère que celles qui ne modifient pas le gène sélectionné, et chaque recombinaison introduit une nouvelle portion d'ADN distincte de toutes les précédentes. Ainsi, si on se place à une distance donnée du gène, la partition de l'échantillon est exactement celle qu'on obtiendrait dans un *splitting tree* avec mutations neutres à une infinité d'allèles avec taux de mutation $\theta = rd$, où r est le taux de recombinaison par nucléotide et d la distance au gène sous sélection. Remarquons que, dans le cas d'un échantillonnage de Bernoulli (chaque individu est échantillonné indépendamment des autres avec la même probabilité), l'arbre généalogique de l'échantillon reste un processus ponctuel de coalescence [200].

La question se formule alors comme l'estimation de la force de sélection, c'est-à-dire du paramètre α , à partir du spectre de fréquence vu comme processus indicé par le paramètre θ . On peut alors chercher à étendre le théorème 3.6 en considérant les processus ponctuels des tailles des plus grandes familles comme fonction de θ .

Il est possible que l'asymptotique $t \rightarrow +\infty$ ne soit pas la bonne pour étudier l'arbre de recombinaison de Sabeti, puisqu'en fait le paramètre t est une inconnue du problème. L'estimation du paramètre α peut alors également être posée en fixant la taille moyenne de la population totale (connue en pratique), ce qui fournit une relation entre t et α , et en supposant le paramètre θ relié à t et α de façon à d'être consistant avec le nombre de mutations observées dans l'échantillon.

3.4.2 Moments du spectre de fréquence et tailles des plus grandes familles dans le cas d'un *splitting tree* clonale surcritique

Certains aspects des perspectives suivantes ont fait l'objet du mémoire de M2 [150] du doctorant Benoît Henry, que je co-encadre avec Dave Ritchie (Inria Nancy).

L'approche de [P17] peut être étendue au calcul des moments du spectre de fréquence. Si les formules obtenues sont compliquées, elles restent explicites et permettent donc d'envisager d'obtenir des propriétés plus fines du spectre de fréquence, par exemple la question ouverte de la section 3.3 sur la convergence du processus ponctuel des tailles des plus grandes familles lorsque le splitting tree clonal est sur-critique. Une autre approche (heuristique) de cette question, proposée dans [243], peut également être étudiée.

3.4.3 Inférence ancestrale dans les splitting trees

De même que pour le spectre de fréquence, il est naturel de chercher à reformuler pour les splitting trees certaines des méthodes bien établies pour le coalescent de Kingman, notamment les méthodes d'inférence ancestrale ou phylogénétique basées sur la maximisation de vraisemblance, visant soit à estimer les paramètres du modèle, soit à reconstruire la généalogie la plus probable associée aux observations [137, 326].

Il s'agit d'une question d'intérêt biologique puisque les modèles de branchement sont mieux adaptés aux phylogénies d'espèces, alors que le coalescent de Kingman est mieux adapté pour l'étude de la généalogie au sein d'une seule espèce sur des échelles de temps relativement courtes. La thèse de Benoît Henry, que je co-encadre avec Dave Ritchie, vise à mettre en œuvre des méthodes d'inférence ancestrale, par maximisation de vraisemblance ou par méthodes bayésiennes, sur les splitting trees, en exploitant les données de structures tri-dimensionnelles de protéines, pour lesquelles de nouvelles fonctions efficaces d'évaluation de distances ont été récemment proposées par Dave Ritchie et ses co-auteurs [298].

3.4.4 Dynamique temporelle du temps depuis le plus récent ancêtre commun dans un splitting tree

L'étude de l'âge du plus récent ancêtre commun dans un splitting tree, c'est-à-dire le temps écoulé depuis la date où les lignées ancestrales de tous les individus se regroupent en une seule lignée, se prête particulièrement à une analyse à l'aide du processus de contour avec sauts. En effet, ce temps est simplement le maximum des v.a. H_i , $1 \leq i \leq N_t - 1$. Plusieurs études récentes ont porté sur la *dynamique temporelle* de l'âge du plus récent ancêtre commun [282, 71, 105]. Deux caractérisations différentes de cette dynamique peuvent être envisagées, soit à l'aide de processus ponctuels de coalescences couplés pour différents temps, soit dans le cas d'un splitting tree sous-critique conditionné à ne jamais s'éteindre (cf. section 1.8.5), en utilisant sa construction à l'aide d'une *particule éternelle* (*décomposition en épine dorsale*) obtenue dans [296]. Il s'agit d'un travail en cours en collaboration avec A. Lambert.

Chapitre 4

Existence et unicité pour des EDO et EDS à coefficients irréguliers

4.1 Introduction

L'étude du caractère bien posé d'équations différentielles ordinaires dans \mathbb{R}^d de la forme

$$\partial_t \Xi(t, x) = \Phi(\Xi(t, x)), \quad \Xi(0, x) = x \in \mathbb{R}^d \quad (4.1)$$

sous de faibles hypothèses de régularité du champ de vecteurs Φ a fait l'objet de nombreux travaux. La première avancée majeure dans ce domaine est due à DiPerna et Lions [84] et exploite les liens entre l'EDO (4.1) et l'EDP de transport

$$\partial_t u(t, x) + \Phi(x) \cdot \nabla_x u(t, x) = 0, \quad t \geq 0, \quad x \in \mathbb{R}^d.$$

En utilisant la notion de solutions renormalisées de cette EDP, ils prouvent l'existence et l'unicité d'une solution à (4.1) lorsque $\Phi \in W^{1,1}$ et $\operatorname{div} \Phi \in L^\infty$. Cette théorie a été généralisée ensuite dans [226, 206, 149].

En utilisant une notion légèrement différente de renormalisation, Ambrosio [5] a obtenu l'existence et l'unicité lorsque $\Phi \in BV$ (Φ est à variations bornées) et $\operatorname{div} \Phi \in L^\infty$ (voir aussi [54, 55]). L'hypothèse de divergence bornée a également été légèrement affaiblie dans [6, 66].

Des limites inférieures sur la régularité minimale de Φ nécessaire pour prouver que le problème (4.1) est bien posé ont également été obtenues en construisant des contre-exemples [2, 31, 73]. Ces travaux suggèrent qu'une régularité BV est certainement proche de l'optimal dans le cas général.

Dans le cas de systèmes avec une structure supplémentaire, par exemple hamiltonienne de la forme

$$\begin{cases} \partial_t X(t, x, v) = V(t, x, v), & X(0, x, v) = x \in \mathbb{R}^d, \\ \partial_t V(t, x, v) = F(X(t, x, v)), & V(0, x, v) = v \in \mathbb{R}^d, \end{cases} \quad (4.2)$$

où F est une fonction de \mathbb{R}^d dans lui-même, on peut s'attendre à obtenir des conditions plus faibles. Le cas $F \in BV$ a été traité beaucoup plus facilement dans [26, 148].

Le cas de la dimension $d = 1$ a été étudié dans [28] pour F seulement continue, puis dans [147]. Le cas général du système (4.1) en dimension 2 a également été traité lorsque Φ est continue et à divergence bornée [53]. L'article [P12] étudie le caractère bien posé de (4.2) en toute dimension dans un champ de force F à variation non bornée.

L'étude du caractère bien posé d'une EDS dans \mathbb{R}^d de la forme

$$dX_t = F(t, X_t) dt + \sigma(t, X_t) dW_t, \quad X_0 = \xi, \quad (4.3)$$

où $(W_t, t \geq 0)$ est un mouvement brownien standard dans \mathbb{R}^r , ξ est une v.a. dans \mathbb{R}^d indépendante de W , et les fonctions $F : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ et $\sigma : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^{d \times r}$ sont irrégulières, a également fait l'objet de nombreux travaux depuis l'article originel d'Itô [163]. La distinction entre solutions fortes et solutions faibles joue ici un rôle important. Rappelons qu'il y a *existence forte* pour l'EDS (4.3) si l'on peut construire un processus $(X_t, t \geq 0)$ sur n'importe quel espace de probabilité muni d'un mouvement brownien $(W_t, t \geq 0)$ dans \mathbb{R}^r et d'une v.a. ξ indépendante de W tel que

$$X_t = \xi + \int_0^t F(s, X_s) ds + \int_0^t \sigma(s, X_s) dW_s, \quad \forall t \geq 0, \quad \text{p.s.} \quad (4.4)$$

Lorsque toutes telles solutions sont indistinguables sur chaque espace de probabilité, on dit qu'il y a *unicité trajectorielle* pour l'EDS (4.3). On parle d'*existence faible* pour (4.3) lorsqu'il existe un espace de probabilité muni d'un mouvement brownien $(W_t, t \geq 0)$, d'une v.a. ξ indépendante et d'un processus $(X_t, t \geq 0)$ satisfaisant (4.4). On dit enfin qu'il y a *unicité en loi* pour (4.3) lorsque toutes telles solutions ont la même loi.

L'article [P1] s'intéresse à l'existence forte et à l'unicité trajectorielle pour (4.3) lorsque les coefficients F et σ sont irréguliers. Historiquement, cette question a d'abord été étudiée dans [338, 339] sous l'hypothèse que σ (ou $a := \frac{1}{2}\sigma\sigma^*$ dans [339]) est uniformément continue et F est bornée. Les auteurs prouvent que soit il y a unicité trajectorielle, soit il n'y a pas existence forte. Certains cas particuliers sont également étudiés dans [336, 337], notamment le cas $\sigma = \text{Id}$ ou le cas monodimensionnel. La question a été étudiée plus récemment dans [187] sous l'hypothèse que $\sigma = \text{Id}$ et $F \in L^q_{t,loc}(L^p_x)$ avec $d/p + 2/q < 1$, et dans [354, 356], où l'existence forte et l'unicité trajectorielle sont prouvées lorsque $\nabla\sigma \in L^q_{t,loc}(L^p_x)$ et $F \in L^q_{t,loc}(L^p_x)$ avec $d/p + 2/q < 1$. Tous les travaux précédents supposent que la matrice a est uniformément elliptique, et soit bornée soit continue.

Les outils principaux utilisés dans les articles précédents sont l'inégalité de Krylov [184] et ses extensions [97, 187, 188, 356], la transformation de Zvonkine [357] qui supprime la dérive dans l'EDS, et des bornes *a priori* sur les solutions des EDP de Kolmogorov backward ou forward [338, 186, 187, 354], par exemple pour prouver que la transformation de Zvonkine est suffisamment régulière [354, 356]. Un autre résultat crucial est donné par le théorème de Yamada et Watanabe [349, 342] prouvant que l'existence forte a lieu dès lors qu'il y a unicité trajectorielle et existence faible pour (4.3) pour n'importe quelle condition initiale. Or, des conditions générales d'existence faible sont bien connues et souvent peu restrictives (par exemple dans le cas uniformément elliptique, il suffit que F et σ soient mesurables bornées [318, 317];

voir également [304, 97, 188, 111] pour d'autres critères et [227] pour une étude poussée de la question). Ainsi, le problème de l'existence forte se ramène le plus souvent à prouver l'unicité trajectorielle. Dans les articles cités plus haut, ceci se démontre en établissant des bornes *a priori* sur la différence entre deux solutions de (4.3), avec ou sans utiliser la transformation de Zvonkine au préalable.

Le cas des EDS à coefficients indépendants du temps en dimension 1 a été étudié finement par Engelbert et Schmidt [98, 99, 100] pour ce qui concerne l'existence faible et l'unicité en loi, et dans [349, 342, 208, 100] pour l'unicité trajectorielle, et donc l'existence forte d'après le théorème de Yamada et Watanabe. Les conditions pour l'unicité trajectorielle sont obtenues à l'aide de la transformation de Zvonkine et d'estimations sur le temps local en 0 de la différence entre deux solutions de l'EDS. On renvoie à [336, 337, 311] pour le cas $d = 1$ avec coefficients dépendant du temps.

Une autre approche pour l'existence et l'unicité des EDS a été récemment proposée par Le Bris et Lions [206, 207], qui étudient le caractère bien posé de l'équation de Kolmogorov backward associée à (4.3). Ces auteurs proposent plusieurs méthodes pour appliquer ces résultats à l'existence forte et l'unicité trajectorielle. La première consiste à définir la notion de *flot stochastique presque partout*, qui leur permet de traiter le cas où $\sigma = \text{Id}$ et F ne dépend pas du temps, appartient à $W_{loc}^{1,1} \cap L^\infty$ et vérifie $\text{div } F = 0$. Ils définissent également une EDP de transport stochastique dont les solutions sont en correspondance avec le flot stochastique. L'extension de ces résultats au cas où σ n'est pas constant est menée à bien dans [227], où la question est réduite à prouver le caractère bien posé, des bornes L^1 et des propriétés de stabilité pour deux équations de Kolmogorov backward, la première associée à (4.3) et la deuxième obtenue par une technique de doublement de variable afin de prouver l'unicité trajectorielle. Remarquons que cette approche ne nécessite pas de supposer que la matrice a est uniformément elliptique. De plus, elle n'utilise aucun des outils décrits plus haut. Une autre différence notable est que l'existence forte et l'unicité trajectorielle ne sont obtenues que pour presque toute condition initiale. Les conditions sur a et F sont de natures différentes que celles mentionnées plus haut et aucun de ces jeux d'hypothèses n'inclue strictement les autres. L'approche par EDP de transport stochastique a également été utilisée dans [355].

4.2 Existence et unicité en toute dimension du flot hamiltonien dans un champ de force à variation non bornée [P12]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P12] en collaboration avec Pierre-Emmanuel Jabin. Le résultat principal est le suivant.

Théorème 4.1 (existence et unicité pour (4.2) avec $F \in H^{3/4}$ en toute dimension)

Supposons que $F \in H^{3/4} \cap L^\infty$. Alors le système hamiltonien (4.2) admet une unique solution $(X(t, x, v), V(t, x, v))$, $t \in \mathbb{R}$, $x, v \in \mathbb{R}^d$ satisfaisant que, pour tout $t \in \mathbb{R}$, l'application

$$(x, v) \in (\mathbb{R}^d)^2 \mapsto (X(t, x, v), V(t, x, v)) \in (\mathbb{R}^d)^2 \quad \text{est inversible de jacobien 1,} \quad (4.5)$$

et satisfaisant la propriété de flot

$$\begin{aligned} \forall s, t \in \mathbb{R}, \quad X(t+s, x, v) &= X(s, X(t, x, v), V(t, x, v)), \\ \text{et} \quad V(t+s, x, v) &= V(s, X(t, x, v), V(t, x, v)). \end{aligned} \quad (4.6)$$

De plus, cette solution est unique parmi les limites de solutions de (4.2) où F est remplacée par une suite de régularisations $(F_n)_{n \geq 1}$ de F uniformément bornée dans $H^{3/4} \cap L^\infty$ et qui converge dans L^1 vers F .

C'est à notre connaissance le premier résultat d'existence et d'unicité pour une classe de systèmes d'EDO en dimension quelconque avec des champs de vecteurs admettant moins d'une dérivée. Remarquons que toutes les solutions de (4.2) ne satisfont pas nécessairement (4.5) et (4.6) et qu'il y a en fait un principe de sélection caché derrière cette hypothèse (cf. [6, 66, 60]).

L'espace $H^{3/4}$ dans ce théorème est défini de façon usuelle comme l'ensemble des fonctions $F : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ dont la transformée de Fourier $\alpha : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ satisfait $\int_{\mathbb{R}^d} |k|^{3/2} |\alpha(k)|^2 dk < \infty$. Remarquons que ce résultat n'est à proprement parler ni meilleur ni moins bon que les résultats existants, puisque $BV \not\subset H^{3/4}$ et $H^{3/4} \not\subset BV$, à cause de la structure L^2 de l'espace $H^{3/4}$. Nous ne savons pas comment étendre nos résultats aux espaces non basés sur des normes L^2 , puisque notre approche exploite de façon cruciale des relations d'orthogonalité pour les transformées de Fourier.

L'idée de la preuve consiste à démontrer directement des estimées quantitatives de régularité du flot associé à (4.2) pour des champs de force F réguliers, avec des constantes uniformes en $\|F\|_{H^{3/4}}$. On se sert dans un second temps de ces estimées afin de prouver la compacité d'une suite d'approximations, puis pour obtenir l'existence et l'unicité pour (4.2) dans le cas général. Cette idée a été exploitée en premier pour les EDO de la forme (4.1) par Crippa et De Lellis [61] afin de donner une preuve plus simple du résultat de DiPerna et Lions [84]. Ces auteurs obtiennent des bornes quantitatives sur la fonctionnelle

$$\int_{\Omega} \sup_{r>0} \int_{|\delta| \leq r} \log \left(1 + \frac{|\Xi(t, x) - \Xi(t, x + \delta)|}{|\delta|} \right) d\delta dx, \quad (4.7)$$

où Ω est un domaine borné, et en déduisent l'existence et l'unicité pour (4.1) lorsque Φ est $W_{\text{loc}}^{1,p}$ pour tout $p > 1$ et satisfait une version affaiblie de l'hypothèse de divergence bornée. Cette approche a ensuite été étendue dans [27, 165].

Pour prouver le théorème 4.1, nous utilisons une modification de la fonctionnelle (4.7) qui exploite les rôles différents joués par les variables x et v : pour tout $T > 0$ et $\delta = (\delta_1, \delta_2) \in \mathbb{R}^{2d} \setminus \{0\}$, on pose

$$\begin{aligned} Q_\delta(T) = \iint_{\Omega} \log \left(1 + \frac{1}{|\delta|^2} \left(\sup_{0 \leq t \leq T} |X(t, x, v) - X^\delta(t, x, v)|^2 \right. \right. \\ \left. \left. + \int_0^T |V(t, x, v) - V^\delta(t, x, v)|^2 dt \right) \right) dx dv, \end{aligned}$$

où X, V et X^δ, V^δ sont deux solutions de (4.2) satisfaisant

$$\begin{cases} X(0, x, v) = x, & V(0, x, v) = v, & (X, V) \text{ satisfait (4.5–4.6),} \\ X^\delta(0, x, v) = x + \delta_1, & V^\delta(0, x, v) = v + \delta_2, \\ & (X, V)(t, x - \delta_1, v - \delta_2) \text{ satisfait (4.5–4.6).} \end{cases}$$

Remarquons qu'en l'absence de régularité du flot, $Q_\delta(T)$ est de l'ordre de $\log(1/|\delta|)$. Le théorème 4.1 découle alors de l'estimée

$$Q_\delta(T) \leq C \left(\log \frac{1}{|\delta|} \right)^{1-2a} (1 + \|F\|_{H^{3/4+a}}), \quad (4.8)$$

pour $a \in]0, 1/4[$. On voit donc que cette borne implique une certaine régularité du flot, uniforme pour les champs de force dans $\{F : \|F\|_{H^{3/4+a}} \leq A\}$ pour $A > 0$ fixé. On peut alors utiliser des critères de compacité pour obtenir la convergence des solutions de (4.2) pour une suite de champs de force régularisés convergeant vers un champ de force donné dans $H^{3/4+a}$. Le cas limite $H^{3/4}$ est plus technique. L'estimée (4.8) est très délicate et se démontre en passant en Fourier et en effectuant des intégrations par partie et des moyennisations destinées à intégrer les oscillations de F le long d'une trajectoire.

L'article [P12] contient également un contre-exemple qui montre qu'il est impossible d'obtenir des estimées de la forme (4.8) lorsque F est seulement $W^{\alpha,1}$ pour $\alpha < 1/2$. Le lien avec l'espace $H^{3/4}$ n'est pas clair, d'autant plus que le contre-exemple est bidimensionnel ($d = 1$), situation où l'on sait que le système (4.2) est bien posé pour des régularités beaucoup plus faibles de F . Il semble clair que notre méthode n'est pas optimale, mais aucune autre approche actuelle ne semble s'appliquer à ce problème en dimension quelconque.

4.3 Existence forte et unicité trajectorielle en toute dimension pour des EDS à coefficients irréguliers [P1]

Les résultats présentés ici sont issus de la pré-publication [P1] en collaboration avec Pierre-Emmanuel Jabin.

On considère l'EDS (4.3). Lorsque les coefficients σ et F sont bornés, il est standard de déduire de la formule d'Itô que la loi $u(t, dx)$ d'une solution X_t à (4.3) est une solution faible mesure de l'EDP de Fokker-Planck (ou de Kolmogorov forward) sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^d$

$$\partial_t u + \nabla_x \cdot (Fu) = \nabla_x^2 : (au) := \sum_{1 \leq i, j \leq d} \frac{\partial^2 (a_{ij}u)}{\partial x_i \partial x_j}, \quad u(t=0, dx) = u^0, \quad (4.9)$$

où $a := \frac{1}{2}\sigma\sigma^*$ et u^0 est la loi de la v.a. initiale ξ .

L'étude de l'existence forte et de l'unicité trajectorielle pour (4.3) dans [P1] s'appuie sur des fonctionnelles des trajectoires inspirées de (4.7) comme dans la section précédente. Ce type de fonctionnelles a déjà été utilisé pour étudier certaines propriétés d'EDS [355, 299]. Outre sa relative simplicité comparée aux autres approches de la littérature, l'intérêt principal de notre approche tient au fait qu'elle permet de traiter séparément l'existence forte pour (4.3) et l'étude des bornes sur la solution u de (4.9). Ainsi, le théorème suivant suppose connues certaines bornes sur u et en déduit l'existence forte et l'unicité trajectorielle lorsque σ et F ont une régularité adaptée à celle de u . Il suffit ensuite d'employer l'une ou l'autre des méthodes existantes pour étudier les solutions de (4.9) suivant la forme des coefficients. En particulier, il n'est pas nécessaire de supposer l'uniforme ellipticité de a .

Remarquons également que nous obtenons des résultats d'unicité trajectorielle seulement pour presque toutes conditions initiales, ce qui empêche d'utiliser sans précaution le théorème de Yamada et Watanabe [349, 342]. Nous établissons donc séparément l'existence forte et l'unicité trajectorielle (qui découlent en fait toutes les deux des mêmes estimées). De plus, nous n'utilisons pas la transformation de Zvonkine [357]. Notre méthode utilise uniquement des outils élémentaires du calcul stochastique.

Le résultat suivant n'est pas le plus général de [P1], mais il donne une idée du type d'hypothèses dont nous avons besoin. Nous introduisons la suite d'approximations de (4.3)

$$dX_t^n = F_n(t, X_t^n) dt + \sigma_n(t, X_t^n) dW_t, \quad X_0^n = \xi, \quad (4.10)$$

avec le même mouvement brownien W_t sur un espace de probabilité $(\Omega, (\mathcal{F}_t)_{t \geq 0}, \mathbb{P})$ fixé muni d'une filtration satisfaisant les conditions habituelles, et les approximations de l'équation de Fokker-Planck (4.9)

$$\partial_t u_n + \nabla_x \cdot (F_n u_n) = \sum_{1 \leq i, j \leq d} \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} (a_{ij}^n(t, x) u_n(t, x)), \quad u_n(t = 0, dx) = u^0, \quad (4.11)$$

où $a^n = \frac{1}{2} \sigma_n \sigma_n^*$.

Théorème 4.2 (existence forte et unicité trajectorielle pour les EDS générales)

Supposons $d \geq 2$ et fixons $1 \leq p, p', q, q' \leq \infty$ tels que $1/p' + 1/p = 1$ et $1/q + 1/q' = 1$.

(i) Existence : Supposons qu'il existe une suite $(F_n, \sigma_n)_{n \geq 1}$ de fonctions régulières bornées telle que les solutions $(u_n)_{n \geq 1}$ de (4.11) satisfont

$$\begin{aligned} \sigma_n &\longrightarrow \sigma \text{ dans } L_{t,loc}^q(L_x^p) \quad \text{et} \quad F_n \rightarrow F \text{ dans } L_{t,loc}^q(L_x^p), \\ \sup_n \left(\|\nabla \sigma_n\|_{L_{t,loc}^{2q}(L_x^{2p})} + \|\nabla F_n\|_{L_{t,loc}^q(L_x^p)} + \|F_n\|_{L^\infty} + \|\sigma_n\|_{L^\infty} \right) &< \infty, \\ \sup_n \|\sigma_n\|_{L_{t,loc}^{q'}(L_x^{p'})} &< \infty \quad \text{et} \quad u_n \longrightarrow u \text{ pour la topologie vague des mesures.} \end{aligned}$$

Alors il existe une solution forte X_t à (4.3) telle que $(X_t^n - \xi, t \in [0, T])_{n \geq 1}$ converge dans $L^p(\Omega, L^\infty([0, T]))$ pour tout $p > 1$ vers $(X_t - \xi, t \in [0, T])$, où $(X_t^n, t \geq 0)$ est la solution de (4.10). De plus, $u(dt, dx) = u(t, dx)dt$, où $u(t, \cdot)$ est la loi de X_t .

(ii) Unicité : Soient $(X_t, t \geq 0)$ et $(Y_t, t \geq 0)$ deux solutions de (4.3) de marginales en temps $u_X(t, x) dx$ et $u_Y(t, x) dx$, dans $L_{t,loc}^{q'}(L_x^{p'})$. Supposons que $X_0 = Y_0$ p.s. et

$$\|F\|_{L_{t,loc}^q(W_x^{1,p})} + \|\sigma\|_{L_{t,loc}^{2q}(W_x^{1,2p})} < \infty.$$

Alors il y a unicité trajectorielle : $\sup_{t \geq 0} |X_t - Y_t| = 0$ p.s.

Nous obtenons également un résultat similaire en dimension $d = 1$, dans lequel les normes $W_x^{1,2p}$ sur σ_n et σ sont remplacées par des normes $W_x^{1/2,2p}$.

La preuve de ce résultat passe par des contrôles quantitatifs de fonctionnelles semblables à celles utilisées dans [61, P12]. Il s'agit de l'espérance de

$$Q_{nm}^{(\varepsilon)}(t) = \log \left(1 + \frac{|X_t^n - X_t^m|^2}{\varepsilon^2} \right), \quad (4.12)$$

que l'on peut majorer par un $o(|\log \varepsilon|)$. On obtient alors la convergence de X^n vers X et l'unicité de la limite de façon similaire à la section 4.2.

Puisqu'elles sont des densités de lois, les fonctions u_n sont naturellement dans L^1 . L'utilité du théorème 4.2 dépend évidemment de la possibilité d'obtenir de meilleures bornes sur u_n . De telles bornes peuvent être obtenues dans de nombreux cas, par exemple lorsque a est uniformément elliptique à l'aide de l'inégalité de Krylov (par exemple dans la version de [356]). Il se trouve que, puisque nous avons besoin d'une régularité minimale sur σ dans le théorème 4.2, il est en fait facile d'obtenir de meilleures bornes en utilisant des estimées d'énergie classiques.

Proposition 4.3 (bornes a priori sur l'équation de Fokker-Planck)

Pour tout $d \geq 1$, supposons que $u^0 \in L^1 \cap L^\infty$, $F, \sigma \in L^\infty$, σ uniformément elliptique et $\nabla_x \sigma \in L^q_{t,loc}(L^p_x)$, où $1 \leq p, q \leq +\infty$ satisfait $2/q + d/p = 1$ avec $p > d$. Alors toute solution u de (4.9), limite de solutions d'EDP de Fokker-Planck à coefficients régularisés, appartient à $L^\infty(L^r_x)$ pour tout $1 \leq r \leq \infty$.

Combinée avec le théorème 4.2, cette proposition implique le résultat suivant.

Corollaire 4.4 (existence et unicité pour les EDS uniformément elliptique)

Supposons que $d \geq 2$, $u^0 \in L^1 \cap L^\infty$, $F, \sigma \in L^\infty$, $F \in L^1_{t,loc}(W^{1,1}_x)$ et $\nabla_x \sigma \in L^q_{t,loc}(L^p_x)$, où $2/q + d/p = 1$ avec $p > d$. Supposons également que a est uniformément elliptique. Alors il y a existence forte d'une solution de (4.3) avec marginales en temps $u(t, dx)$ dans $L^\infty_{t,loc}(L^\infty_x)$ et avec $u(0, dx) = u^0(x) dx$. De plus, il y a unicité trajectorielle parmi toutes les solutions avec loi initiale u^0 et marginales en temps dans $L^\infty_{t,loc}(L^\infty_x)$.

Si l'on compare ce résultat avec ceux de [356], nous obtenons une condition légèrement meilleure sur σ et une condition sur F qui n'est ni meilleure ni pire, puisque $L^1_{t,loc}(W^{1,1}_x)$ ne contient ni n'est contenu dans $L^q_{t,loc}(L^p_x)$ pour $d/p + 2/q < 1$. En revanche, il est plus délicat de comparer ce résultat avec ceux obtenus dans [227] dans le cas uniformément elliptique, puisqu'ils supposent des conditions plus faibles sur F , mais ils supposent en plus que $\operatorname{div} \sigma \in L^\infty$ et $(D\sigma)^2 := \sum_{i,j,k} \partial_1 \sigma_{jk} \partial_j \sigma_{ik}$ est borné inférieurement.

Il est également possible de traiter des cas hypoelliptiques. Par exemple, le système d'EDS cinétiques (de Langevin) dans \mathbb{R}^{2d}

$$dX_t = V_t, \quad dV_t = F(t, X_t)dt + \sigma(t, X_t) dW_t, \quad X_0 = x, \quad V_0 = v \quad (4.13)$$

a pour équation de Fokker-Planck

$$\partial_t u(t, x, v) + v \cdot \nabla_x u(t, x, v) + F(t, x) \cdot \nabla_v u(t, x, v) = \sum_{1 \leq i, j \leq d} a_{ij}(t, x) \frac{\partial^2 u(t, x, v)}{\partial v_i \partial v_j}.$$

Cette EDP satisfait un principe du maximum pour les solutions mesures, si bien que toute solution mesure telle que $u^0 \in L^\infty(\mathbb{R}^{2d})$ satisfait $u \in L^\infty(\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}^{2d})$. On obtient alors le critère suivant.

Corollaire 4.5 (existence et unicité pour les EDS cinétiques)

Supposons que $\sigma \in L^\infty \cap L^2_{t,loc}(H^1_x)$ et $F \in L^1_{t,loc}(W^{1,1}_x)$. Alors il y a existence forte et unicité trajectorielle pour (4.13) pour les solutions de loi initiale $u_0 \in L^\infty$.

Nous obtenons également dans [P1] des critères en dimension $d = 1$, qui améliorent certaines des conditions disponibles dans la littérature [342, 357, 208, 100].

Remarquons que les précédents corollaires donnent l'existence forte et l'unicité trajectorielle pour les solutions d'EDS de loi initiale L^∞ . Nous obtenons également dans [P1] l'existence forte et l'unicité trajectorielle pour presque toute condition initiale déterministe sous les mêmes hypothèses (excepté pour le corollaire 4.4 où une hypothèse supplémentaire d'uniforme continuité en x sur σ est nécessaire).

4.4 Travaux en cours, perspectives

Du fait de sa simplicité, la méthode utilisée dans [P1] est susceptible de s'étendre à divers problèmes.

Systèmes de particules et diffusions de McKean-Vlasov : La question consiste à obtenir des contrôles uniformes par rapport au nombre de particules sur des fonctionnelles de la forme (4.12) pour des systèmes d'EDS couplées échangeables dirigées par des mouvement browniens indépendants. Le couplage s'obtient par une dépendance des coefficients par rapport à la mesure empirique du système de particules (approximation particulaire de diffusions de McKean-Vlasov [323]). Si le cas du drift singulier a déjà fait l'objet de nombreuses études [44, 116], le cas des coefficients de diffusion singuliers est encore largement ouvert.

Convergence forte de schémas d'Euler : Les méthodes utilisées dans [P1] sont susceptibles de s'appliquer à la construction et à l'étude de schémas de discrétisation d'EDS à coefficients irréguliers, et particulièrement à l'analyse de leur convergence forte. Notre méthode est susceptible d'améliorer des résultats existants [142, 18, 143]. La question de la vitesse de convergence faible de tels schémas, si elle est plus pertinente du point de vue des applications, est plus difficile à analyser avec ces méthodes. Cependant, elles peuvent donner un point de vue nouveau sur certains travaux sur le sujet [259, 181].

Existence forte pour les EDPS : L'application des méthodes de [P1] à d'autres familles de processus stochastiques, comme les équations aux dérivées partielles stochastiques (EDPS), peut également être envisagée. Une difficulté importante est l'obtention de bornes appropriées sur les lois de ces processus. L'analyse de schémas de discrétisation d'EDPS par ces méthodes est également une question importante.

Chapitre 5

Opérateurs sous forme divergence et méthodes de Monte-Carlo pour les EDP associées

5.1 Introduction

L'article [P11] décrit en section 5.2 propose une interprétation probabiliste et des méthodes numériques probabilistes pour l'équation de Poisson-Boltzmann de la dynamique moléculaire, qui fait intervenir un opérateur sous forme divergence. Nous introduisons ici l'interprétation probabiliste et les méthodes numériques associées aux opérateurs sous forme divergence en dimension 1 (section 5.1.1), puis nous décrivons l'équation de Poisson-Boltzmann de la dynamique moléculaire (section 5.1.2).

5.1.1 Interprétation probabiliste des opérateurs sous forme divergence : le cas de la dimension 1

Les opérateurs sous forme divergence

$$L = \operatorname{div}(a\nabla),$$

où la fonction à valeurs matricielles $a : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^{d \times d}$ (ou à valeurs scalaires $a : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}_+$ dans le cas d'une diffusion isotrope) est irrégulière, interviennent dans de nombreux domaines applicatifs : écologie [38, 271], géophysique [70, 191], dynamique moléculaire [11, 10] ou imagerie cérébrale [144, 189]. Une discontinuité du coefficient a représente habituellement une discontinuité d'un milieu (par exemple de la nature du sol pour la dispersion spatiale en écologie ou des types de roches en géophysique) et l'opérateur L intervient dans les EDP de ces domaines applicatifs (par exemple régissant la dynamique d'une densité de population en écologie, ou une concentration d'ions dissous dans l'eau présente dans les roches en géophysique). La résolution de ces EDP nécessite la mise en place de méthodes spécifiques (voir par exemple [11, 10]), et il en va de même pour les méthodes de Monte-Carlo.

Les méthodes numériques probabilistes nécessitent de donner une interprétation probabiliste de l'opérateur sous forme divergence L . Il est possible de le faire en toute généralité en utilisant la théorie des formes de Dirichlet et des processus de Dirichlet [316, 121], mais les processus obtenus ne sont en général pas des semi-martingales (ils peuvent notamment avoir une variation quadratique infinie) et sont construits de façon implicite. La simulation numérique de ces processus est en général un problème difficile. Cependant, le cas de la dimension $d = 1$ a été l'objet d'un grand nombre de travaux. Dans ce cas, l'opérateur L a la forme

$$L = \frac{d}{dx} \left(a(x) \frac{d}{dx} \right)$$

avec une fonction $a : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_+$ discontinue, dont le prototype est la fonction

$$a(x) = \begin{cases} a_+ & \text{si } x \geq 0, \\ a_- & \text{si } x < 0, \end{cases}$$

où a_- et a_+ sont deux réels positifs (la valeur de $a(x)$ en $x = 0$ n'a en fait aucune importance). L'EDP parabolique associée

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = Lu(t, x), \quad u(0, x) = u_0(x)$$

revient alors à deux équations de la chaleur sur la demi-droite couplées par une condition de transmission [192]

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = a_+ \Delta u(t, x) & \text{pour } t \geq 0, x > 0, \\ \frac{\partial u}{\partial t}(t, x) = a_- \Delta u(t, x) & \text{pour } t \geq 0, x < 0, \\ a_- \frac{\partial u}{\partial x}(t, 0-) = a_+ \frac{\partial u}{\partial x}(t, 0+) & \text{pour } t > 0, \end{cases}$$

où $\frac{\partial u}{\partial x}(t, 0-) = \lim_{x \uparrow 0} \frac{\partial u}{\partial x}(t, x)$ et $\frac{\partial u}{\partial x}(t, 0+) = \lim_{x \downarrow 0} \frac{\partial u}{\partial x}(t, x)$.

Il est connu (voir par exemple [102, 220]) qu'un processus stochastique de générateur infinitésimal L (en un sens approprié) est solution de l'EDS impliquant le temps local de la solution

$$dX_t = \sqrt{2a(X_t)}dB_t + \frac{a_+ - a_-}{2a_+} dL_t^0(X),$$

où $L_t^0(X)$ est le temps local standard en 0 de la semi-martingale X , au sens de [289, Sect. IV.7] (signalons que, suivant les références, cette définition peut différer d'un facteur 2, et que de nombreux auteurs utilisent plutôt le temps local symétrique, cf. par exemple [220]). Des résultats d'existence et d'unicité pour ce type d'équations ont été obtenus dans [288, 287, 209].

De nombreuses méthodes de simulation numérique pour ces processus ont été développées, la plupart exploitant le changement de variable reliant le processus X au mouvement brownien biaisé (*skew Brownian motion* [164]) et les différentes techniques de simulations du mouvement brownien biaisé [217]. Certains de ces schémas numériques utilisent des processus stochastiques définis sur une grille spatiale [102]. Certains sont à pas de temps constants [239, 240, 221, 103], d'autres à pas de

temps aléatoires [216, 220]. Par exemple, l'algorithme proposé dans [220] utilise une méthode de simulation exacte du premier temps d'atteinte de 0 par le processus X_t (il s'agit à un facteur près du premier temps de sortie d'un intervalle par un mouvement brownien standard), puis replace avec une certaine probabilité le processus en $-h$ ou αh , où $h > 0$ est un paramètre et $\alpha > 0$ est une constante exprimée en fonction de a_+ et a_- . Cet algorithme exploite le fait que la probabilité de sortie en h de l'intervalle $[-h, h]$ et le temps de sortie de cet intervalle par un mouvement brownien biaisé issu de 0 sont indépendants et connus explicitement. L'algorithme de simulation est donc exact en ce qui concerne les atteintes successives des niveaux $-h$, 0 et αh par le processus X . En revanche, la simulation des instants d'atteinte de ces niveaux passe par des approximations et de stroncatures et n'est donc pas exacte. Les algorithmes décrits en section 5.2 sont des extensions de cet algorithme au cas multi-dimensionnel.

5.1.2 Équation de Poisson-Boltzmann de la dynamique moléculaire

L'étude d'une dynamique moléculaire vise à trois objectifs principaux [211] : l'analyse conformationnelle, c'est-à-dire la détermination de la structure géométrique tri-dimensionnelle des protéines, afin de déterminer leurs propriétés physiques et chimiques et leurs fonctions biologiques ; le calcul de quantités macroscopiques ou thermodynamiques d'un système moléculaire, comme la température, la pression, mais surtout les énergies libres [222], le plus souvent obtenues comme moyennes temporelles le long d'une trajectoire de la dynamique moléculaire ; la simulation de trajectoires, visant par exemple à déterminer le temps ou les modalités nécessaires à la formation d'un complexe protéique ou à la catalysation d'une réaction chimique par une protéine. Les modèles de dynamiques moléculaires sont le plus souvent des systèmes dynamiques hamiltoniens déterministes, mais également parfois des systèmes d'EDS par exemple de type Langevin. Dans tous les cas, il s'agit de systèmes très coûteux à simuler car de très grande dimension (6 dimensions — 3 pour l'espace, 3 pour la vitesse — pour chaque atome de la protéine et du solvant qui l'entoure, qui se comptent typiquement par dizaines de milliers).

La méthode du solvant implicite [10] vise à éliminer de la simulation l'ensemble des molécules du solvant et donc à réduire le coût de la simulation moléculaire. La difficulté principale tient au calcul des forces électrostatiques exercées par le solvant sur la protéine, qui nécessite de déterminer le potentiel électrostatique autour de la molécule, solution de l'équation de Poisson-Boltzmann. Ce potentiel électrostatique permet également de calculer l'énergie libre de solvation de la protéine [10]. L'équation de Poisson-Boltzmann s'obtient par la théorie de Debye-Hückel, comme suit [157] : le potentiel électrostatique ϕ d'un système moléculaire de permittivité $\varepsilon(x)$ et de distribution de charge $\rho_c(x)$, où $x \in \mathbb{R}^3$, est donné par l'équation de Poisson

$$-\operatorname{div}(\varepsilon(x)\nabla\phi(x)) = 4\pi\rho_c(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}^3.$$

Dans le cas d'une molécule plongée dans un solvant aqueux, la distribution de charge ρ_c peut être décomposée en $\rho_m + \rho_s$, où ρ_m est la distribution de charges de la molécule et ρ_s celle du solvant. La molécule peut être modélisée comme un système fini de charges q_1, \dots, q_N situées aux centres x_1, \dots, x_N des N atomes qui la composent,

d'où

$$\rho_m = \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i},$$

où δ_x désigne la mesure de Dirac en x .

La contribution ρ_s du solvant est calculée de façon implicite (sans spécifier les positions des molécules du solvant) en tenant compte de l'influence des m différents types d'ions du solvant :

$$\rho_s(x) = e_c \sum_{j=1}^m \bar{n}_j z_j \exp \left[-\frac{e_c z_j \phi(x)}{k_B T} - \frac{V_j(x)}{k_B T} \right], \quad \forall x \in \mathbb{R}^3,$$

où e_c est la charge de l'électron, k_B la constante de Boltzmann, T la température, \bar{n}_j la concentration d'ions du type j et z_j leur valence, et V_j modélise l'effet stérique entre les ions de type j et la molécule. Les termes $e_c \bar{n}_j z_j \exp[-e_c z_j \phi(x)/k_B T]$ sont les distributions de Maxwell-Boltzmann associées à chaque ion, et le facteur $\exp[-V_j(x)/k_B T]$ décrit l'accessibilité de la position x aux ions du $j^{\text{ème}}$ type.

Dans le cas de l'électrolyte NaCl, on a $m = 2$, $z_1 = +1$, $z_2 = -1$ et $\bar{n}_1 = \bar{n}_2 = \bar{n}$. L'équation de Poisson s'écrit alors

$$-\operatorname{div}(\varepsilon(x) \nabla \phi(x)) + 8\pi e_c \bar{n} e^{-V(x)/k_B T} \sinh(e_c \phi(x)/k_B T) = 4\pi \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i}(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}^3.$$

En posant $u(x) = e_c \phi(x)/k_B T$, on obtient l'équation

$$-\operatorname{div}(\varepsilon(x) \nabla u(x)) + \frac{8\pi e_c^2 \bar{n}}{k_B T} e^{-V(x)/k_B T} \sinh u(x) = \frac{4\pi e_c}{k_B T} \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i}(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}^3.$$

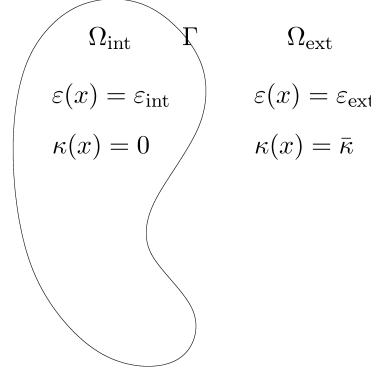
La permittivité diélectrique $\varepsilon(x)$ est proche de celle de l'eau à l'extérieur de la molécule, et proche de celle du vide à l'intérieur. Nous définissons donc $\Omega_{\text{int}} = \cup_{i=1}^N B(x_i, r_i)$ l'intérieur de la molécule, où $B(x, r)$ désigne la boule ouverte de \mathbb{R}^3 centrée en x de rayon r , et où les r_1, \dots, r_N sont les rayons des N atomes centrés en x_1, \dots, x_N qui composent la molécule. On définit alors Ω_{ext} comme l'intérieur du complémentaire de Ω_{int} , de telle sorte que $\Omega_{\text{int}} \cap \Omega_{\text{ext}} = \emptyset$, $\partial\Omega_{\text{int}} = \partial\Omega_{\text{ext}} =: \Gamma$ et $\Omega_{\text{int}} \cup \Omega_{\text{ext}} \cup \Gamma = \mathbb{R}^3$ (cf. fig. 5.1). On pose alors

$$\varepsilon(x) = \begin{cases} \varepsilon_{\text{int}} & \text{si } x \in \Omega_{\text{int}} \\ \varepsilon_{\text{ext}} & \text{si } x \in \Omega_{\text{ext}}, \end{cases} \quad (5.1)$$

et une valeur arbitraire (sans influence) si $x \in \Gamma$.

Le facteur $e^{-V(x)/k_B T}$ qui décrit l'accessibilité de la position x aux ions du solvant peut être considéré comme nul à l'intérieur de la molécule, et constant à l'extérieur. On obtient donc la forme finale de l'équation de Poisson-Boltzmann

$$-\operatorname{div}(\varepsilon(x) \nabla u(x)) + \kappa^2(x) \sinh u(x) = \frac{4\pi e_c}{k_B T} \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i}(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}^3, \quad (5.2)$$

FIGURE 5.1 – Définition de Ω_{int} , Ω_{ext} , Γ , $\varepsilon(x)$ et $\kappa(x)$.

avec

$$\kappa(x) = \begin{cases} \bar{\kappa} & \text{si } x \in \Omega_{\text{ext}}, \\ 0 & \text{sinon,} \end{cases} \quad (5.3)$$

où la constante $\bar{\kappa}^{-1}$ est appelée longueur de Debye.

L'analyse numérique de l'équation de Poisson-Boltzmann (par des méthodes déterministes ou stochastiques) présente trois difficultés : la discontinuité du coefficient ε de l'opérateur sous forme divergence, le terme source singulier, et la non-linéarité de l'équation. Lorsque la molécule est faiblement chargée, les biochimistes approchent souvent la solution de (5.2) par celle de l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée

$$-\text{div}(\varepsilon(x)\nabla u(x)) + \kappa^2(x)u(x) = \frac{4\pi e_c}{k_B T} \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i}(x), \quad \forall x \in \mathbb{R}^3. \quad (5.4)$$

5.2 Interprétation probabiliste d'opérateurs sous forme divergence et méthode de Monte-Carlo pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée [P11]

Les résultats présentés ici sont issus de la publication [P11] en collaboration avec Mireille Bossy, Sylvain Maire et Denis Talay. Ils portent sur l'interprétation probabiliste de l'opérateur sous forme divergence apparaissant dans l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée (5.4), sur l'interprétation probabiliste de cette EDP, et sur plusieurs méthodes de Monte-Carlo pour le calcul numérique du potentiel électrostatique au voisinage d'une bio-molécule.

5.2.1 Interprétation probabiliste d'opérateurs sous forme divergence à coefficients constants par morceaux en dimension quelconque

On considère l'opérateur sous forme divergence

$$L = -\text{div}(\varepsilon \nabla), \quad (5.5)$$

où $\varepsilon(\cdot)$ est donné par (5.1) avec $\Omega_{\text{int}} \cup \Omega_{\text{ext}} \cup \Gamma = \mathbb{R}^d$, $d \geq 1$ et $\Gamma := \partial\Omega_{\text{int}} = \partial\Omega_{\text{ext}}$ est une variété compacte \mathcal{C}^3 (ce n'est pas le cas lorsque Ω_{int} est une union de boules comme dans l'équation de Poisson-Boltzmann, mais cette hypothèse est nécessaire pour mener à bien notre étude mathématique). On suppose de plus que $\varepsilon_{\text{int}} > 0$ et $\varepsilon_{\text{ext}} > 0$.

Pour tout $x \in \Gamma$, on note $n(x)$ le vecteur normal à Γ en x pointant vers Ω_{ext} , et pour tout $x \in \mathbb{R}^d$, on note $\pi(x)$ le point de Γ le plus proche de x (défini a priori uniquement dans un voisinage \mathcal{N} de Γ), et

$$\rho(x) = (x - \pi(x)) \cdot n(\pi(x))$$

la distance signée à Γ (également définie sur \mathcal{N} seulement). Ces notations sont illustrées dans la figure 5.2.

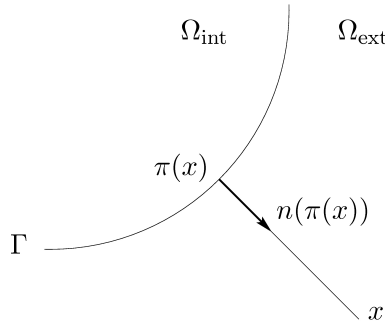


FIGURE 5.2 – Définition de $\pi(x)$ et $n(\pi(x))$.

Nous suivons l'approche classique du problème de martingale [319] pour caractériser les processus de diffusion de générateur infinitésimal L . Soit $(\mathcal{C}, \mathcal{B}, (\mathcal{B}_t, t \geq 0))$ l'espace canonique, où \mathcal{C} est l'ensemble des fonctions continues de \mathbb{R}_+ dans \mathbb{R}^d muni de la tribu borelienne cylindrique \mathcal{B} et de la filtration canonique $(\mathcal{B}_t, t \geq 0)$.

Définition 5.1 (problème de martingale)

- (a) Une famille de mesures de probabilité $(\mathbb{P}_x)_{x \in \mathbb{R}^d}$ sur $(\mathcal{C}, \mathcal{B})$ est solution du problème de martingale pour l'opérateur L si, pour tout $x \in \mathbb{R}^d$,

$$\mathbb{P}_x\{w \in \mathcal{C} : w(0) = x\} = 1,$$

et, pour toute fonction φ satisfaisant

$$\varphi \in \mathcal{C}_b^0(\mathbb{R}^d) \cap \mathcal{C}_b^2(\mathbb{R}^d \setminus \Gamma), \quad (5.6)$$

$$\varepsilon \nabla \varphi \cdot (n \circ \pi) \in \mathcal{C}_b^0(\mathcal{N}), \quad (5.7)$$

le processus

$$M_t^\varphi(w) := \varphi(w(t)) - \varphi(w(0)) - \int_0^t L\varphi(w(s))ds \quad \text{est une } \mathbb{P}_x\text{-}(\mathcal{B}_t)\text{-martingale.}$$

- (b) *Le problème de martingale est bien posé s'il existe une unique famille de mesures de probabilité $(\mathbb{P}_x)_{x \in \mathbb{R}^d}$ solution du problème de martingale précédent.*

Remarquons que les hypothèses (5.6–5.7) impliquent que

$$\varepsilon_{\text{int}} \nabla^{\text{int}} \varphi(x) \cdot n(x) = \varepsilon_{\text{ext}} \nabla^{\text{ext}} \varphi(x) \cdot n(x), \quad \forall x \in \Gamma, \quad (5.8)$$

où

$$\nabla^{\text{int}} \varphi(x) := \lim_{y \in \Omega_{\text{int}}, y \rightarrow x} \nabla \varphi(y) \quad \text{et} \quad \nabla^{\text{ext}} \varphi(x) := \lim_{y \in \Omega_{\text{ext}}, y \rightarrow x} \nabla \varphi(y), \quad \forall x \in \Gamma.$$

Il s'agit de la condition de raccordement classique associée à l'opérateur L , satisfaite par les solution d'EDP elliptiques linéaires d'opérateur différentiel L sous des conditions très générales [193].

Pour tout $x \in \mathbb{R}^d$, nous introduisons également l'EDS suivante, impliquant le temps local d'une fonction de la solution

$$\begin{cases} X_t = x + \int_0^t \sqrt{2\varepsilon(X_s)} dB_s + \frac{\varepsilon_{\text{ext}} - \varepsilon_{\text{int}}}{2\varepsilon_{\text{ext}}} \int_0^t n(X_s) dL_s^0(Y), \\ Y_t = \rho(X_t). \end{cases} \quad (5.9)$$

Théorème 5.2 (interprétation probabiliste de l'opérateur L)

Si Γ est une variété compacte \mathcal{C}^3 , il y a existence faible d'une solution fortement markovienne de (5.9) et unicité en loi pour (5.9) pour tout $x \in \mathbb{R}^d$. De plus, la famille des lois $(\mathbb{P}_x)_{x \in \mathbb{R}^d}$ de ces solutions est solution du problème de martingale pour l'opérateur L et ce problème de martingale est bien posé.

Un rôle important est joué dans la preuve de ce résultat par une formule d'Itô-Meyer généralisée au processus X_t solution de (5.9) et à des fonctions satisfaisant la condition de raccordement (5.8), étendant les résultats de [280, 281]. La version la plus simple de notre résultat est la suivante.

Théorème 5.3 (formule d'Itô-Meyer généralisée)

Soit u satisfaisant (5.6) et (5.7). Alors, presque sûrement, pour tout $t \geq 0$,

$$u(X_t) = u(X_0) + \int_0^t \mathbb{1}_{\{X_s \notin \Gamma\}} \sqrt{2\varepsilon(X_s)} \nabla u(X_s) \cdot dB_s + \int_0^t \mathbb{1}_{\{X_s \notin \Gamma\}} Lu(X_s) ds.$$

5.2.2 Formule de Feynman-Kac pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée

Nous commençons par traiter la singularité du terme source de l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée (5.4), en remarquant que la fonction

$$u_0(x) = \frac{e_c}{\varepsilon_{\text{int}} k_B T} \sum_{j=1}^N \frac{q_j}{|x - x_j|}, \quad \forall x \in \Omega_{\text{int}}$$

est solution de $-\varepsilon_{\text{int}} \Delta u_0(x) = \frac{4\pi e_c}{k_B T} \sum_{i=1}^N q_i \delta_{x_i}(x)$ dans \mathbb{R}^3 . Si χ est une fonction \mathcal{C}^∞ de support compact inclu dans Ω_{int} et égale à 1 dans un voisinage de $\{x_1, \dots, x_N\}$, on vérifie facilement que $v(x) = u(x) - \chi(x)u_0(x)$ est solution de l'EDP sur \mathbb{R}^3

$$-\text{div}(\varepsilon(x) \nabla v(x)) + \kappa^2(x) v(x) = \varepsilon_{\text{int}} u_0(x) \Delta \chi(x) + \varepsilon_{\text{int}} \nabla u_0(x) \cdot \nabla \chi(x). \quad (5.10)$$

Autrement dit, v est solution de la même EDP que u , mais avec un terme source régulier.

Il est assez standard de déduire la formule de Feynman-Kac suivante à partir d'une formule d'Itô telle que celle du théorème 5.3, pour peu que l'on puisse prouver une régularité suffisante de la solution v de (5.10). On obtient dans [P11] la formule suivante : pour tout $x \in \mathbb{R}^3$, la solution u de (5.4) satisfait

$$u(x) = \chi(x)u_0(x) + \mathbb{E}_x \left[\int_0^{+\infty} g(X_t) \exp \left(- \int_0^t \kappa^2(X_s) ds \right) dt \right], \quad (5.11)$$

où $g(x) = \varepsilon_{\text{int}} u_0(x) \Delta \chi(x) + \varepsilon_{\text{int}} \nabla u_0(x) \cdot \nabla \chi(x)$.

Cette formule est peu pratique du point de vue de la simulation numérique puisqu'elle nécessite de discrétiser l'intégrale à l'intérieur de l'espérance. Le processus X solution de (5.9) ayant des trajectoires browniennes à l'intérieur et à l'extérieur de la molécule, il serait souhaitable d'utiliser des méthodes de discrétisation efficaces de ces trajectoires, comme la marche sur les sphères [305]. Or cette méthode est incompatible avec le calcul d'intégrales le long de la trajectoire. Une interprétation probabiliste ne nécessitant de connaître la position précise de X_t que lorsqu'il est proche de Γ serait idéale. C'est le cas de la formule de Feynman-Kac suivante.

Théorème 5.4 (interprétation probabiliste de l'équation de Poisson-Boltzmann)

Supposons que Γ est une variété compacte \mathcal{C}^∞ . Soit $h > 0$ fixé tel que $\{x_1, \dots, x_N\} \subset \Omega_{\text{int}}^h$. On définit $\Omega_{\text{int}}^h = \{x \in \Omega_{\text{int}} : \rho(x) \leq -h\}$. Pour tout $x \in \mathbb{R}^3$, soit \mathbb{P}_x la loi de la solution $(X_t, t \geq 0)$ de (5.9). On définit par récurrence la suite des temps de visite successifs de Ω_{int}^h et Ω_{ext} : soit $\tau'_0 = 0$ et pour tout $k \geq 1$

$$\begin{aligned} \tau_k &= \inf \{t \geq \tau'_{k-1} : X_t \in \Omega_{\text{int}}^h\} \\ \text{and } \tau'_k &= \inf \{t \geq \tau_k : X_t \in \Gamma\}. \end{aligned}$$

Alors pour tout $x \in \mathbb{R}^3 \setminus \{x_1, \dots, x_N\}$,

$$u(x) = \mathbb{E}_x \left[\sum_{k=1}^{+\infty} \left(u_0(X_{\tau_k}) - u_0(X_{\tau'_k}) \right) \exp \left(- \int_0^{\tau_k} \kappa^2(X_t) dt \right) \right]. \quad (5.12)$$

5.2.3 Méthodes de Monte-Carlo pour l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée

La relation (5.12) se prête beaucoup mieux que (5.11) à une méthode de Monte Carlo, proposée initialement dans [244], où les trajectoires du processus X dans Ω_{int} et Ω_{ext} sont simulées par marche sur les sphères. En effet, les termes exponentiels font seulement intervenir le temps passé par la diffusion X_t dans Ω_{ext} , et ces termes s'interprètent classiquement avec une diffusion tuée à taux constant. À l'intérieur de la molécule, la particule n'est pas tuée, et il est donc possible d'utiliser une marche sur les sphères décentrées pour tirer parti de la géométrie particulière de Ω_{int} , qui est une union de boules. Rappelons le principe de ces deux algorithmes.

L'algorithme de marche sur les sphères exploite l'isotropie du mouvement brownien. Considérons un mouvement brownien dans Ω_{ext} , issu d'un point y_0 , et supposons que l'on souhaite échantillonner le point de sortie de Ω_{ext} par le mouvement

brownien. On construit la plus grande boule centrée en y_0 incluse dans Ω_{ext} , et on note r_0 son rayon. La position de sortie y_1 de cette boule par le mouvement brownien est uniformément distribuée sur sa sphère frontière $S(y_0, r_0)$. On peut ensuite poursuivre cette construction récursivement jusqu'à atteindre un point à une distance inférieure à un seuil $\varepsilon > 0$ fixé de Γ . On approche alors le lieu de sortie de Ω_{ext} par la projection sur Γ du dernier point de l'algorithme. Cette construction est illustrée par la figure 5.3.

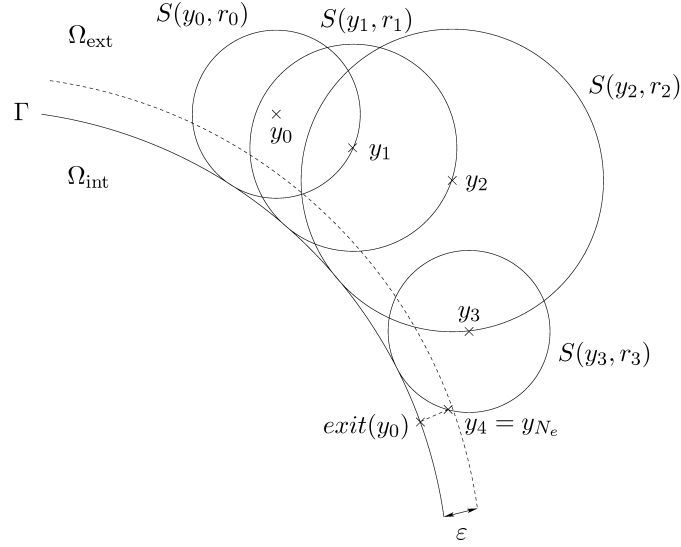


FIGURE 5.3 – L'algorithme de marche sur les sphères.

Il est également possible de tenir compte de termes exponentiels comme dans (5.12) en utilisant la conséquence suivante de la formule de Feynman-Kac pour le mouvement brownien : en notant τ le temps de sortie du mouvement brownien de $B(y_0, r_0)$, une solution de $\Delta v(x) = \lambda v(x)$ dans cette boule satisfait

$$v(y_0) = \mathbb{E}(v(y_1) \exp(-\lambda\tau)) = \mathbb{E}(v(y_1)) \frac{r_0 \sqrt{2\lambda}}{\sinh(r_0 \sqrt{2\lambda})}. \quad (5.13)$$

On peut interpréter le terme $r_0 \sqrt{2\lambda} / \sinh(r_0 \sqrt{2\lambda})$ comme la probabilité de survie de la particule brownienne pendant la première étape de la marche sur les sphères, et poursuivre l'algorithme en tuant la particule à chaque étape avec une probabilité dépendant du rayon de la sphère. La procédure est résumée dans l'algorithme suivant.

Algorithme de marche sur les sphères dans Ω_{ext} .

Soit $k = 0$, $y_0 \in \Omega_{\text{ext}}$, $\lambda \geq 0$ et $\varepsilon > 0$.

1. Soit $B(y_k, r_k)$ la plus grande boule ouverte centrée en y_k incluse dans Ω_{ext} .
2. On échantillonne y_{k+1} selon la loi uniforme sur la sphère $S(y_k, r_k)$.
3. Avec probabilité $1 - r_k \sqrt{2\lambda} / \sinh(r_k \sqrt{2\lambda})$, on tue la particule et on termine l'algorithme.
4. SI $d(y_{k+1}, \Gamma) \leq \varepsilon$, ALORS on pose $\text{exit}(y_0)$ le point le plus proche de y_{k+1} sur Γ , et on termine l'algorithme.
SINON, on pose $k = k + 1$ et on retourne à l'étape (1).

La version décentrée et sans mort de cet algorithme découle du fait que les coordonnées sphériques (R, θ, φ) du point de sortie de la boule $B(0, R)$ par un mouvement brownien issu du point de coordonnées sphériques $(r, 0, 0)$ avec $r < R$ ont une loi explicite : θ et φ sont indépendantes, θ est uniforme sur $[0, 2\pi]$ et φ a pour fonction de répartition

$$F_{R,r}(\alpha) := \mathbb{P}(\varphi \leq \alpha) = \frac{R^2 - r^2}{2Rr} \left(\frac{R}{R - r} - \frac{R}{\sqrt{R^2 - 2Rr \cos \alpha + r^2}} \right).$$

La marche sur les sphères décentrées dans Ω_{int} exploite le fait que $\Omega_{\text{int}} = S(x_1, r_1) \cup \dots \cup S(x_N, r_N)$.

Algorithme de marche sur les sphères décentrées dans Ω_{int} .

Soit $k = 0$ et $y_0 \in \Omega_{\text{int}}$.

1. On choisit $i \in \{1, \dots, N\}$ tel que $y_k \in B(x_i, r_i)$.
2. On simule $y_{k+1} = (r_i, \theta, \varphi)$ dans les coordonnées sphériques centrées en x_i telles que $y_k = (|y_k - c_i|, 0, 0)$, où θ est uniforme sur $[0, 2\pi]$ et φ est indépendante de θ de fonction de répartition $F_{r_i, |y_k - c_i|}$.
3. SI $y_{k+1} \in \Gamma$, ALORS on pose $\text{exit}(y_0) = y_{k+1}$ et on termine l'algorithme. SINON, on pose $k = k + 1$ et on retourne à l'étape (1).

Les deux algorithmes précédents permettent de simuler le point d'atteinte de Γ par le processus X_t et de tenir compte des termes exponentiels à l'extérieur de la molécule. Il reste à spécifier une discrétisation de X_t lorsqu'il touche Γ . À cause du terme de temps local dans (5.9), une telle discrétisation n'est pas standard. Les méthodes en dimension 1 présentées dans la section 5.1.1 suggèrent diverses extensions au cas multi-dimensionnel, proposées ci-dessous. Celle proposée dans [244] peut être vue comme une extension de celle de [220]. Elle peut également s'obtenir en combinant la condition de raccordement (5.8) avec les développements limités

$$\begin{cases} u(x - hn(x)) = u(x) - h \nabla^{\text{int}} u(x) \cdot n(x) + O(h^2) \\ u(x + hn(x)) = u(x) + h \nabla^{\text{ext}} u(x) \cdot n(x) + O(h^2) \end{cases}$$

pour $x \in \Gamma$. On obtient la relation

$$u(x) = \frac{\varepsilon_{\text{int}}}{\varepsilon_{\text{int}} + \varepsilon_{\text{ext}}} u(x - hn(x)) + \frac{\varepsilon_{\text{ext}}}{\varepsilon_{\text{int}} + \varepsilon_{\text{ext}}} u(x + hn(x)) + O(h^2) = \mathbb{E}[u(p(x))] + O(h^2),$$

où, pour tout $x \in \Gamma$,

$$p(x) = \begin{cases} x + hn(x) & \text{with probability } \frac{\varepsilon_{\text{ext}}}{\varepsilon_{\text{int}} + \varepsilon_{\text{ext}}} \\ x - hn(x) & \text{with probability } \frac{\varepsilon_{\text{int}}}{\varepsilon_{\text{int}} + \varepsilon_{\text{ext}}} \end{cases}. \quad (5.14)$$

L'algorithme complet de [244, 313], s'obtient en évaluant l'espérance dans (5.12) par Monte-Carlo, en exploitant les algorithmes précédents pour calculer la somme sous l'espérance.

Algorithme d'estimation de $u(x_0) - u_0(x_0)$.

Soit $x_0 \in \Omega_{\text{int}}$.

On pose $k = 0$ et $\text{score} = 0$.

1. SI $x_k \in \Omega_{\text{int}}$,
 - (a) ALORS on utilise l'algorithme de marche sur les sphères décentrées pour simuler $\text{exit}(x_k)$ et on pose $\text{score} = \text{score} - u_0(\text{exit}(x_k))$.
 - (b) SINON on utilise l'algorithme de marche sur les sphères avec $\lambda = \bar{\kappa}^2/2\varepsilon_{\text{ext}}$ pour simuler $\text{exit}(x_k)$.
SI la particule a été tuée, on termine l'algorithme.
2. On pose $x_{k+1} = p(\text{exit}(x_k))$ comme dans (5.14).
3. SI $x_{k+1} \in \Omega_{\text{int}}$, ALORS on pose $\text{score} = \text{score} + u_0(x_{k+1})$.
4. On pose $k = k + 1$ et on retourne à l'étape (1).

L'article [P11] propose plusieurs variantes pour la variable aléatoire $p(x)$, faisant des sauts asymétriques, ou tenant compte d'une éventuelle mort de la particule lors du saut depuis Γ , ou encore basées sur l'approximation neutronique du mouvement brownien [65, 218]. Un résultat général montre également que, si $\nabla^2 u$ est borné (ce qui est par exemple vrai lorsque Γ est \mathcal{C}^∞), on a un contrôle du biais de l'algorithme d'approximation de $u(x_0) - u_0(x_0)$ en $O(h + \varepsilon/h)$. Certains cas particuliers où ce biais est d'un meilleur ordre sont également étudiés. L'article se termine sur une étude numérique de cas-tests avec une molécule composée d'un ou deux atomes.

Signalons enfin que ce type d'algorithmes fait également l'objet d'autres travaux, où d'autres méthodes de remplacement des particules lorsqu'elles touchent Γ sont proposées, avec un meilleur ordre de convergence [219, 236, 312].

5.3 Travaux en cours, perspectives

L'article [P11] ouvre de nombreuses perspectives sur les aspects théoriques, numériques, et sur le cas de l'équation de Poisson-Boltzmann non-linéaire (5.2).

5.3.1 Processus stochastiques associés aux opérateurs sous forme divergence

Plusieurs questions restent ouvertes suite à l'étude de l'opérateur (5.5) et du processus stochastique X qu'il génère, solution faible de (5.9).

Existence forte et unicité trajectorielle : Notre étude de l'existence faible et de l'unicité en loi pour (5.9) utilise de façon cruciale la transformation de Girsanov, et ne peut donc pas permettre de démontrer l'existence forte et l'unicité trajectorielle. Ces propriétés sont connues dans le cas de la dimension 1 [209], mais les outils employés (notamment le temps local en 0 de la différence de solutions) ne s'étendent pas aux dimensions supérieures. On peut envisager d'exploiter les méthodes utilisées dans [P1] (voir section 4.3) pour résoudre cette question.

Étude du cas régulier par morceaux : Lorsque l'on suppose que la fonction $\varepsilon(\cdot)$ est à valeurs dans les matrices symétriques définies positives et seulement régulière par morceaux, on doit pouvoir étendre les résultats de [P11] en remplaçant la distance signée $\rho(\cdot)$ à Γ par une autre distance $\rho'(\cdot)$, telle que la partie diffusion de $\rho'(X_t)$ ne dépende que de $\rho'(X_t)$. C'est le point crucial qui fait fonctionner la preuve de l'existence faible dans [P11].

5.3.2 Méthodes numériques liées aux opérateurs sous forme divergence

Erreur faible du schéma de discrétisation de X_t : La méthode utilisée dans [P11] pour étudier le biais de l'algorithme de résolution de l'équation de Poisson-Boltzmann linéarisée permet également d'étudier l'erreur faible des schémas de discrétisation du processus X_t que nous proposons. Cette question fait l'objet d'un chapitre de la thèse de Nicolas Perrin [276], que j'ai co-encadrée avec Denis Talay.

5.3.3 Équation de Poisson-Boltzmann non-linéaire : interprétation probabiliste et méthodes numériques

Le cas de l'équation de Poisson-Boltzmann non-linéaire (5.2) soulève plusieurs questions.

Interprétation probabilite par EDSR : Il est bien connu que les non-linéarités dans des EDP paraboliques ou elliptiques peuvent être obtenues à l'aide d'équations différentielles stochastiques rétrogrades (EDSR). Le cas de l'équation de Poisson-Boltzmann ne rentre pourtant pas dans le cadre classique des EDSR, puisque le processus X_t n'est pas solution d'une EDS standard, et que la non-linéarité ne satisfait pas les hypothèses habituelles de monotonie et d'intégrabilité. Ce travail a été mené à bien par Nicolas Perrin [275, 276] dans sa thèse, que j'ai coencarée avec Denis Talay. Cette interprétation ouvre la voie à l'utilisation de méthodes numériques spécifiques aux EDSR pour la résolution de l'équation de Poisson-Boltzmann [25, 69, 24, 134, 32].

Interprétation probabiliste par diffusion branchante : En utilisant le développement en séries entières de \sinh et le lien général entre EDP paraboliques et elliptiques avec non-linéarité d'ordre 0 (en la solution mais pas en ses dérivées) décrit dans la section 5.3.4 ci-dessous, on peut montrer que, pour $x \in \Omega_{\text{ext}}$, la solution $u(x)$ de l'équation de Poisson-Boltzmann (5.2) est donnée par

$$u(x) = \mathbb{E}_x \left\{ (-1)^{\#\{v: X_{\sigma_v}^v \notin \Gamma\}} \prod_{v: \sigma_v \neq \partial} \left[\mathbb{1}_{X_{\sigma_v}^v \notin \Gamma} \mathbb{1}_{K_v \geq 1} + \mathbb{1}_{X_{\sigma_v}^v \in \Gamma} u(X_{\sigma_v}^v) \right] \right\} \quad (5.15)$$

lorsque cette espérance est finie, où $(X_t^v, t \geq 0)_{v \in \cup_{n \geq 0} (\mathbb{N}^*)^n}$ est un système de mouvements browniens branchants, défini comme suit.

L'ensemble $\mathcal{H} := \cup_{n \geq 0} (\mathbb{N}^*)^n$ est l'ensemble des étiquettes des individus pouvant vivre dans le système de particules, avec la notation de Ulam-Harris-Neveu : \emptyset , où $(\mathbb{N}^*)^0 = \{\emptyset\}$ par convention, désigne l'unique particule ancêtre, 1 désigne son premier enfant, 32 désigne le second enfant du troisième enfant de l'ancêtre, etc. Pour tout $v \in \mathcal{H}$, on note θ_v sa date de naissance et σ_v sa date de mort, et X_t^v désigne sa position pour $t \in [\theta_v, \sigma_v]$. La particule ancêtre est initialement située en x sous \mathbb{P}_x , se déplace selon un mouvement brownien, et meurt au bout d'un temps exponentiel de paramètre $\bar{\kappa}^2/2\varepsilon_{\text{ext}}$, ou bien en touchant Γ . Si la particule meurt dans Ω_{ext} , elle donne naissance à K nouvelles particules, situées à sa

position de mort, où

$$\mathbb{P}(K = 2k + 1) = \frac{1}{(2k + 1)!} \quad \text{pour tout } k \geq 1, \quad \text{et} \quad \mathbb{P}(K = 0) = 2 - \sinh 1.$$

Les nouvelles particules se déplacent, meurent et se reproduisent comme la première, indépendamment les unes des autres.

La formule (5.15) suggère une méthode numérique étendant celle de la section 5.2.3. Cette interprétation probabiliste et cette méthode numérique ont fait l'objet d'un projet du CEMRACS 2013, en collaboration avec M. Bossy, H. Leman, S. Maire, L. Violeau et M. Yvinec.

5.3.4 Autres perspectives liées à l'interprétation probabiliste des EDP quasi-linéaires à l'aide de diffusions branchantes

Les liens entre certaines EDP paraboliques et elliptiques quasi-linéaires et diffusions branchantes sont connus depuis [314, 159, 160, 161] : avec les notations ci-dessus, on remplace Ω_{ext} par un domaine D quelconque de \mathbb{R}^d , et on construit une diffusion branchante à partir du taux de mort $\lambda(x)$ d'une particule en x , de la loi $(p_k(x))_{k \geq 0}$ du nombre de particules filles naissant à la mort d'une particule en x , et du générateur infinitésimal L du mouvement spatial des particules dans \bar{D} . Alors la fonction

$$u(t, x) = \mathbb{E}_x \left\{ \prod_{v: \theta_v \leq t} \left[\mathbb{1}_{\sigma_v > t} f(X_t^v) + \mathbb{1}_{\sigma_v \leq t \text{ et } X_{\sigma_v}^v \in \partial D} g(X_{\sigma_v}^v) \right] \right\}$$

est solution de l'EDP

$$\begin{cases} \partial_t u(t, x) = Lu(t, x) - \lambda(x)u(t, x) + \lambda(x) \sum_{k \geq 0} p_k(x) u^k(t, x), & \forall x \in D, t \geq 0, \\ u(0, x) = f(x), & \forall x \in D, \\ u(t, x) = g(x), & \forall x \in \partial D, t > 0. \end{cases}$$

Le cas de l'équation de Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piskounov (FKPP) a reçu une attention particulière, puisque son interprétation probabiliste [248] a permis de donner la première preuve de la correction logarithmique de la vitesse de propagation du front [30], ainsi que de nombreux autres résultats [48, 146, 190, 145].

Il existe en fait une version beaucoup plus générale du lien entre les EDP paraboliques quasi-linéaires et les diffusions branchantes : avec les notations précédentes, sous des hypothèses générales, la fonction

$$u(t, x) = \mathbb{E}_x \left\{ \exp \left(- \int_0^t \sum_{v: \theta_v \leq s < \sigma_v} \alpha(X_s^v) ds \right) \times \right. \tag{5.16}$$

$$\left. \prod_{v: \theta_v \leq t} \left[\mathbb{1}_{\sigma_v > t} f(X_t^v) + \mathbb{1}_{\sigma_v \leq t, X_{\sigma_v}^v \in \partial D} g(X_{\sigma_v}^v) + \mathbb{1}_{\sigma_v \leq t, X_{\sigma_v}^v \in D} h(X_{\sigma_v}^v, K^v) \right] \right\},$$

où K^v est le nombre de particules filles nées à la mort de l'individu v (si cet individu a vécu), est solution de l'EDP dans D

$$\begin{cases} \partial_t u = Lu - (\lambda(x) + \alpha(x))u + \lambda(x) \sum_{k \geq 0} p_k(x) h(x, k) u^k, \\ u(0, x) = f(x), \quad \forall x \in D, \\ u(t, x) = g(x), \quad \forall x \in \partial D, \quad t > 0. \end{cases} \quad (5.17)$$

Curieusement, cette version générale du lien entre EDP quasi-linéaires et diffusion branchante semble absente de la littérature, même si tous ses aspects sont présents séparément dans divers articles (le facteur exponentiel est présent dans [264, 229, 231, 230, 45], les facteurs en $h(x, k)$ dans [293, 151] et dans toute la littérature sur l'interprétation probabiliste de la transformée de Fourier de la solution d'EDP de la mécanique des fluides [210, 270, 344, 290, 20, 253, 341]). Il est également possible d'interpréter les systèmes d'EDP quasi-linéaires avec des diffusions branchantes multitypes [307, 210, 231], et d'inclure une dépendance en l'âge des particules dans (5.16) [290]. Curieusement, très peu de travaux ont porté sur les méthodes numériques probabilistes associées aux formules telles que (5.16) [341, 1, 293, 151]. Ce domaine ouvre donc de nombreuses perspectives.

Minimisation de variance dans (5.16) : Il y a une forte redondance dans les paramètres $\alpha(x)$, $\lambda(x)$, $p_k(x)$ et $h(x, k)$. Les choix optimaux des paramètres en terme de variance et de nombre de particules sont cruciaux du point de vue numérique et peu étudiés [151].

EDP elliptiques quasi-linéaires : Le cas limite en temps grand dans (5.16) fournissant une interprétation probabiliste d'EDP elliptiques quasi-linéaires a été très peu étudié. Une question importante est la distinction entre le cas sur-critique, où la diffusion branchante peut s'approcher par une dynamique déterministe [9], et le cas sous-critique, où la diffusion branchante s'éteint en temps p.s. fini.

Étude d'EDP en écologie et dynamique adaptative : L'étude de modèles avec interactions non-locales, par exemple de la forme $\partial_t u = \Delta u + u(1 - \phi \star u)$, a fait l'objet de plusieurs travaux récents (stabilité des équilibres [278, 215, 126], vitesse et forme du front de propagation [17, 4]). Le même type d'EDP intervient également dans l'approche EDP en dynamique adaptative (section 1.5). L'interprétation probabiliste de ces EDP à l'aide de diffusions branchantes fournit une nouvelle approche pour étudier ces problèmes. Le scaling de la section 1.5 suggère notamment un lien avec les grandes déviations pour les diffusions branchantes, permettant d'envisager une caractérisation variationnelle de la solution de l'équation de Hamilton-Jacobi avec contrainte. Le cas des interactions locales est connu depuis plus longtemps [118, 104, 13, 119, 114, 279]. Une difficulté importante provient du fait que l'interprétation probabiliste n'a en général pas d'espérance, suggérant l'utilisation de méthodes d'élagages [20] pour approcher la solution.

Bibliographie

- [1] J. A. ACEBRÓN, Á. RODRÍGUEZ-ROZAS et R. SPIGLER : Efficient parallel solution of nonlinear parabolic partial differential equations by a probabilistic domain decomposition. *J. Sci. Comput.*, 43(2):135–157, 2010.
- [2] M. AIZENMAN : On vector fields as generators of flows : a counterexample to Nelson’s conjecture. *Ann. Math. (2)*, 107(2):287–296, 1978.
- [3] D. ALDOUS et L. POPOVIC : A critical branching process model for biodiversity. *Adv. in Appl. Probab.*, 37(4):1094–1115, 2005.
- [4] M. ALFARO, J. COVILLE et G. RAOUL : Travelling waves in a nonlocal reaction-diffusion equation as a model for a population structured by a space variable and a phenotypical trait. *Comm. Partial Differential Equations*, 38(12), 2013.
- [5] L. AMBROSIO : Transport equation and Cauchy problem for BV vector fields. *Invent. Math.*, 158(2):227–260, 2004.
- [6] L. AMBROSIO, C. DE LELLIS et J. MALÝ : On the chain rule for the divergence of BV -like vector fields : applications, partial results, open problems. In *Perspectives in nonlinear partial differential equations*, vol. 446 de *Contemp. Math.*, p. 31–67. Amer. Math. Soc., Providence, RI, 2007.
- [7] W. J. ANDERSON : *Continuous-time Markov chains*. Springer Series in Statistics : Probability and its Applications. Springer-Verlag, New York, 1991. An applications-oriented approach.
- [8] A. ARNOLD, L. DESVILLETES et C. PRÉVOST : Existence of nontrivial steady states for populations structured with respect to space and a continuous trait. *Commun. Pure Appl. Anal.*, 11(1):83–96, 2012.
- [9] S. ASMUSSEN et H. HERING : *Branching processes*, vol. 3 de *Progress in Probability and Statistics*. Birkhäuser Boston Inc., Boston, MA, 1983.
- [10] N. A. BAKER, D. BASHFORD et D. A. CASE : Implicit solvent electrostatics in biomolecular simulation. In *New algorithms for macromolecular simulation*, vol. 49 de *Lect. Notes Comput. Sci. Eng.*, p. 263–295. Springer, Berlin, 2005.
- [11] N. A. BAKER, D. SEPT, M. J. HOLST et J. A. MCCAMMON : The adaptive multilevel finite element solution of the Poisson-Boltzmann equation on massively parallel computers. *IBM J. Res. & Dev.*, 45(3/4):427–437, 2001.
- [12] G. BARLES : *Solutions de viscosité des équations de Hamilton-Jacobi*, vol. 17 de *Mathématiques & Applications (Berlin) [Mathematics & Applications]*. Springer-Verlag, Paris, 1994.
- [13] G. BARLES, L. C. EVANS et P. E. SOUGANIDIS : Wavefront propagation for reaction-diffusion systems of PDE. *Duke Math. J.*, 61(3):835–858, 1990.
- [14] G. BARLES, S. MIRRAHIMI et B. PERTHAME : Concentration in Lotka-Volterra parabolic or integral equations : a general convergence result. *Methods Appl. Anal.*, 16(3):321–340, 2009.
- [15] G. BARLES et B. PERTHAME : Concentrations and constrained Hamilton-Jacobi equations arising in adaptive dynamics. In *Recent developments in nonlinear partial differential equations*, vol. 439 de *Contemp. Math.*, p. 57–68. Amer. Math. Soc., Providence, RI, 2007.
- [16] A. BELGRANO, A. P. ALLEN, B. J. ENQUIST et J. F. GILLOOLY : Allometric scaling of maximum population density : a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecol. Lett.*, 5:611–613, 2002.

- [17] H. BERESTYCKI, G. NADIN, B. PERTHAME et L. RYZHIK : The non-local Fisher-KPP equation : travelling waves and steady states. *Nonlinearity*, 22(12):2813–2844, 2009.
- [18] A. BERKAOUI, M. BOSSY et A. DIOP : Euler scheme for SDEs with non-Lipschitz diffusion coefficient : strong convergence. *ESAIM Probab. Stat.*, 12:1–11, 2008.
- [19] J. BERTOIN : *Lévy processes*, vol. 121 de *Cambridge Tracts in Mathematics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1996.
- [20] D. BLÖMKER, M. ROMITO et R. TRIBE : A probabilistic representation for the solutions to some non-linear PDEs using pruned branching trees. *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.*, 43(2):175–192, 2007.
- [21] B. BOLKER et S. W. PACALA : Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theor. Pop. Biol.*, 52:179–197, 1997.
- [22] B. M. BOLKER : Continuous-space models for population dynamics. In I. HANSI et O. E. GAGGIOTI, édés : *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*, p. 45–69, San Diego, CA, 2004. Elsevier Science.
- [23] B. M. BOLKER et S. W. PACALA : Spatial moments equations for plant competition : Understanding spatial strategies and the advantage of short dispersal. *Am. Nat.*, 153:575–602, 1999.
- [24] B. BOUCHARD, R. ELIE et N. TOUZI : Discrete-time approximation of BSDEs and probabilistic schemes for fully nonlinear PDEs. In *Advanced financial modelling*, vol. 8 de *Radon Ser. Comput. Appl. Math.*, p. 91–124. Walter de Gruyter, Berlin, 2009.
- [25] B. BOUCHARD et N. TOUZI : Discrete-time approximation and Monte-Carlo simulation of backward stochastic differential equations. *Stochastic Process. Appl.*, 111(2):175–206, 2004.
- [26] F. BOUCHUT : Renormalized solutions to the Vlasov equation with coefficients of bounded variation. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, 157(1):75–90, 2001.
- [27] F. BOUCHUT et G. CRIPPA : Uniqueness, renormalization, and smooth approximations for linear transport equations. *SIAM J. Math. Anal.*, 38(4):1316–1328, 2006.
- [28] F. BOUCHUT et L. DESVILLETES : On two-dimensional Hamiltonian transport equations with continuous coefficients. *Differential Integral Equations*, 14(8):1015–1024, 2001.
- [29] E. BOUIN, V. CALVEZ, N. MEUNIER, S. MIRRAHIMI, B. PERTHAME, G. RAOUL et R. VOITURIEZ : Invasion fronts with variable motility : phenotype selection, spatial sorting and wave acceleration. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 350(15-16):761–766, 2012.
- [30] M. D. BRAMSON : Maximal displacement of branching Brownian motion. *Comm. Pure Appl. Math.*, 31(5):531–581, 1978.
- [31] A. BRESSAN : An ill posed Cauchy problem for a hyperbolic system in two space dimensions. *Rend. Sem. Mat. Univ. Padova*, 110:103–117, 2003.
- [32] P. BRIAND et C. LABART : Simulation of bsdes by wiener chaos expansion. A paraître dans *Ann. Appl. Probab.*, 2014.
- [33] D. H. BROWN et B. M. BOLKER : The effects of disease dispersal and host clustering on the epidemic threshold in plants. *Bulletin of Mathematical Biology*, 66:341–371, 2004.
- [34] R. BÜRGER : *The Mathematical Theory of Selection, Recombination and Mutation*. John Wiley & Sons, 2000.
- [35] W. A. CALDER III : *Size, Function, and Life History*. Harvard University Press, Cambridge, 1984.
- [36] F. CAMPILLO, M. JOANNIDES et I. LARRAMENDY-VALVERDE : Stochastic modeling of the chemostat. *Ecological Modelling*, 222(15):2676–2689, 2011.
- [37] F. CAMPILLO et C. LOBRY : Effect of population size in a predator-prey model. *Ecological Modelling*, 246:1–10, août 2012.
- [38] R. CANTRELL et C. COSNER : Diffusion models for population dynamics incorporating individual behavior at boundaries : Applications to refuge design. *Theoretical Population Biology*, 55(2):189 – 207, 1999.
- [39] J. A. CARILLO, S. CUADRADO et B. PERTHAME : Adaptive dynamics via hamilton-jacobi approach and entropy method for a juvenile-adult model. *Math. Biosci.*, 205(1):137–161, 2007.

- [40] F. CASTELLA et S. MADEC : Coexistence phenomena and global bifurcation structure in a chemostat-like model with species-dependent diffusion rates. *Journal of Mathematical Biology*, p. 1–39, 2012.
- [41] P. CATTIAUX, P. COLLET, A. LAMBERT, S. MARTÍNEZ, S. MÉLÉARD et J. SAN MARTÍN : Quasi-stationary distributions and diffusion models in population dynamics. *Ann. Probab.*, 37(5):1926–1969, 2009.
- [42] P. CATTIAUX et S. MÉLÉARD : Competitive or weak cooperative stochastic Lotka-Volterra systems conditioned on non-extinction. *J. Math. Biol.*, 60(6):797–829, 2010.
- [43] J. A. CAVENDER : Quasi-stationary distributions of birth-and-death processes. *Adv. Appl. Probab.*, 10(3):570–586, 1978.
- [44] E. CÉPA et D. LÉPINGLE : Diffusing particles with electrostatic repulsion. *Probab. Theory Related Fields*, 107(4):429–449, 1997.
- [45] S. CHAKRABORTY et J. A. LÓPEZ-MIMBELA : Nonexplosion of a class of semilinear equations via branching particle representations. *Adv. in Appl. Probab.*, 40(1):250–272, 2008.
- [46] E. L. CHARNOV : *Life History Invariants*. Oxford University Press, Oxford, 1993.
- [47] A. CHARPENTIER et J. F. STUEFER : Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*. *Plant Ecology*, 141:129–136, 1999.
- [48] B. CHAUVIN et A. ROUAULT : KPP equation and supercritical branching Brownian motion in the subcritical speed area. Application to spatial trees. *Probab. Theory Related Fields*, 80(2):299–314, 1988.
- [49] P. COLLET, S. MARTÍNEZ, S. MÉLÉARD et J. SAN MARTÍN : Quasi-stationary distributions for structured birth and death processes with mutations. *Probab. Theory Related Fields*, 151(1-2):191–231, 2011.
- [50] P. COLLET, S. MARTÍNEZ, S. MÉLÉARD et J. SAN MARTÍN : Stochastic models for a chemostat and long-time behavior. *Adv. in Appl. Probab.*, 45(3):822–837, 2013.
- [51] P. COLLET, S. MARTÍNEZ et J. SAN MARTÍN : *Quasi-stationary distributions*. Probability and its Applications (New York). Springer, Heidelberg, 2013. Markov chains, diffusions and dynamical systems.
- [52] P. COLLET, S. MÉLÉARD et J. A. J. METZ : A rigorous model study of the adaptive dynamics of Mendelian diploids. *J. Math. Biol.*, 67(3):569–607, 2013.
- [53] F. COLOMBINI, G. CRIPPA et J. RAUCH : A note on two-dimensional transport with bounded divergence. *Comm. Partial Differential Equations*, 31(7-9):1109–1115, 2006.
- [54] F. COLOMBINI et N. LERNER : Uniqueness of continuous solutions for BV vector fields. *Duke Math. J.*, 111(2):357–384, 2002.
- [55] F. COLOMBINI et N. LERNER : Uniqueness of L^∞ solutions for a class of conormal BV vector fields. In *Geometric analysis of PDE and several complex variables*, vol. 368 de *Contemp. Math.*, p. 133–156. Amer. Math. Soc., Providence, RI, 2005.
- [56] A. CORNISH-BOWDEN : *Fundamentals of Enzyme Kinetics*. Portland Press, Portland, 2004.
- [57] C. CORON : Stochastic modeling of density-dependent diploid populations and extinction vortex. *Adv. Appl. Probab.*, p. to appear, 2013.
- [58] C. CORON, S. MÉLÉARD, E. PORCHER et A. ROBERT : Quantifying the mutational meltdown in diploid populations. *Am. Nat.*, 181(5):622–636, 2013.
- [59] R. CRESSMAN et J. HOFBAUER : Measure dynamics on a one-dimensional continuous trait space : theoretical foundations for adaptive dynamics. *Theor. Pop. Biol.*, 67:47–59, 2003.
- [60] G. CRIPPA : The ordinary differential equation with non-Lipschitz vector fields. *Boll. Unione Mat. Ital. (9)*, 1(2):333–348, 2008.
- [61] G. CRIPPA et C. DE LELLIS : Estimates and regularity results for the DiPerna-Lions flow. *J. Reine Angew. Math.*, 616:15–46, 2008.
- [62] K. S. CRUMP et W.-S. C. O’YOUNG : Some stochastic features of bacterial constant growth apparatus. *Bull. Math. Biol.*, 41(1):53–66, 1979.
- [63] J. N. DARROCH et E. SENETA : On quasi-stationary distributions in absorbing discrete-time finite Markov chains. *J. Appl. Probab.*, 2:88–100, 1965.

- [64] J. N. DARROCH et E. SENETA : On quasi-stationary distributions in absorbing continuous-time finite Markov chains. *J. Appl. Probab.*, 4:192–196, 1967.
- [65] R. DAUTRAY et J.-L. LIONS : *Mathematical analysis and numerical methods for science and technology. Vol. 6*. Springer-Verlag, Berlin, 1993. Evolution problems. II, With the collaboration of Claude Bardos, Michel Cessenat, Alain Kavenoky, Patrick Lascaux, Bertrand Mercier, Olivier Pironneau, Bruno Scheurer and Rémi Sentis, Translated from the French by Alan Craig.
- [66] C. DE LELLIS : Notes on hyperbolic systems of conservation laws and transport equations. In *Handbook of differential equations : evolutionary equations. Vol. III*, Handb. Differ. Equ., p. 277–382. Elsevier/North-Holland, Amsterdam, 2007.
- [67] D. L. DEANGELIS et L. J. GROSS : *Individual-Based Models and Approaches in Ecology : Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman and Hall, 1992.
- [68] C. DELAPORTE : Lévy processes with marked jumps II : Application to a population model with mutations at birth. Preprint arXiv :1305.6491, 2013.
- [69] F. DELARUE et S. MENOZZI : A forward-backward stochastic algorithm for quasi-linear PDEs. *Ann. Appl. Probab.*, 16(1):140–184, 2006.
- [70] F. DELAY, P. ACKERER et C. DANQUIGNY : Simulating solute transport in porous or fractured formations using random walk particle tracking : A review. *Vadose Zone Journal*, 4:360–379, 2005.
- [71] J.-F. DELMAS, J.-S. DHERSIN et A. SIRI-JEGOUSSE : On the two oldest families for the Wright-Fisher process. *Electron. J. Probab.*, 15:no. 26, 776–800, 2010.
- [72] A. DEMBO et O. ZEITOUNI : *Large deviations techniques and applications*. Jones and Bartlett Publishers, Boston, MA, 1993.
- [73] N. DEPAUW : Non unicité des solutions bornées pour un champ de vecteurs BV en dehors d’un hyperplan. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 337(4):249–252, 2003.
- [74] F. DERCOLE : Remarks on branching-extinction evolutionary cycles. *J. Math. Biol.*, 47(6):569–580, 2003.
- [75] F. DERCOLE, R. FERRIÈRE et S. RINALDI : Ecological bistability and evolutionary reversals under asymmetrical competition. *Evolution*, 56:1081–1090, 2002.
- [76] L. DESVILLETES, R. FERRIÈRE et C. PRÉVOST : Infinite dimensional reaction-diffusion for evolutionary population dynamics. Prépublication CMLA, Ecole Normale Supérieure de Caen, 2003.
- [77] L. DESVILLETES, P.-E. JABIN, S. MISCHLER et G. RAOUL : On selection dynamics for continuous structured populations. *Commun. Math. Sci.*, 6(3):729–747, 2008.
- [78] U. DIECKMANN et M. DOEBELI : On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400:354–357, 1999.
- [79] U. DIECKMANN et R. FERRIÈRE : Adaptive dynamics and evolving biodiversity. In R. FERRIÈRE, U. DIECKMANN et D. COUVET, eds : *Evolutionary Conservation Biology*, p. 188–224, Cambridge, 2004. Cambridge University Press.
- [80] U. DIECKMANN et R. LAW : The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.*, 34(5-6):579–612, 1996.
- [81] U. DIECKMANN et R. LAW : Relaxation projections and the method of moments. In J. A. J. M. U. DIECKMANN, R. Law, éd. : *The Geometry of Ecological Interactions : Simplifying Spatial Complexity*, p. 412–455. Cambridge University Press, Cambridge, 2000.
- [82] O. DIECKMANN : A beginner’s guide to adaptive dynamics. In *Mathematical modelling of population dynamics*, vol. 63 de *Banach Center Publ.*, p. 47–86. Polish Acad. Sci., Warsaw, 2004.
- [83] O. DIECKMANN, P.-E. JABIN, S. MISCHLER et B. PERTHAME : The dynamics of adaptation : An illuminating example and a Hamilton-Jacobi approach. *Theor. Pop. Biol.*, 67:257–271, 2005.
- [84] R. J. DiPERNA et P.-L. LIONS : Ordinary differential equations, transport theory and Sobolev spaces. *Invent. Math.*, 98(3):511–547, 1989.
- [85] R. DOBRUSHIN : Central limit theorem for non-stationary Markov chains. I. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 1:72–89, 1956.

- [86] M. DOEBELI et U. DIECKMANN : Speciation along environmental gradients. *Nature*, 421:259–264, 2003.
- [87] W. DOEBLIN : Sur les propriétés asymptotiques de certains mouvements régis par des chaînes simples. *Bull. Math. Soc. Roum. Sci.*, 39:(1)57–115; (2)3–61, 1937.
- [88] P. DONNELLY et S. TAVARÉ : The ages of alleles and a coalescent. *Adv. in Appl. Probab.*, 18(1):1–19, 1986.
- [89] J. L. DOOB : *Stochastic processes*. Wiley Classics Library. John Wiley & Sons Inc., New York, 1990. Reprint of the 1953 original, A Wiley-Interscience Publication.
- [90] B. DROSSEL : Biological evolution and statistical physics. *Advances in Physics*, 50:209–295, mars 2001.
- [91] C. F. DUNKL et Y. XU : *Orthogonal polynomials of several variables*, vol. 81 de *Encyclopedia of Mathematics and its Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [92] M. DURINX, J. A. J. METZ et G. MESZÉNA : Adaptive dynamics for physiologically structured population models. *J. Math. Biol.*, 56(5):673–742, 2008.
- [93] R. DURRETT : *Probability models for DNA sequence evolution*. Probability and its Applications (New York). Springer, New York, second éd., 2008.
- [94] R. DURRETT et S. LEVIN : The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Pop. Biol.*, 46:363–394, 1994.
- [95] R. DURRETT et S. LEVIN : Stochastic spatial models : A user's guide to ecological applications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 343:329–350, 1994.
- [96] E. B. DYNKIN : Branching particle systems and superprocesses. *Ann. Probab.*, 19(3):1157–1194, 1991.
- [97] H. J. ENGELBERT et V. P. KURENOK : On multidimensional SDEs without drift and with a time-dependent diffusion matrix. *Georgian Math. J.*, 7(4):643–664, 2000.
- [98] H. J. ENGELBERT et W. SCHMIDT : Strong Markov continuous local martingales and solutions of one-dimensional stochastic differential equations. I. *Math. Nachr.*, 143:167–184, 1989.
- [99] H. J. ENGELBERT et W. SCHMIDT : Strong Markov continuous local martingales and solutions of one-dimensional stochastic differential equations. II. *Math. Nachr.*, 144:241–281, 1989.
- [100] H. J. ENGELBERT et W. SCHMIDT : Strong Markov continuous local martingales and solutions of one-dimensional stochastic differential equations. III. *Math. Nachr.*, 151:149–197, 1991.
- [101] A. M. ETHERIDGE : Survival and extinction in a locally regulated population. *Ann. Appl. Probab.*, 14(1):188–214, 2004.
- [102] P. ÉTORÉ : On random walk simulation of one-dimensional diffusion processes with discontinuous coefficients. *Electron. J. Probab.*, 11:no. 9, 249–275, 2006.
- [103] P. ÉTORÉ et M. MARTINEZ : Exact simulation of one-dimensional stochastic differential equations involving the local time at zero of the unknown process. *Monte Carlo Methods Appl.*, 19(1):41–71, 2013.
- [104] L. C. EVANS et P. E. SOUGANIDIS : A PDE approach to geometric optics for certain semilinear parabolic equations. *Indiana Univ. Math. J.*, 38(1):141–172, 1989.
- [105] S. N. EVANS et P. L. RALPH : Dynamics of the time to the most recent common ancestor in a large branching population. *Ann. Appl. Probab.*, 20(1):1–25, 2010.
- [106] W. J. EWENS : The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoret. Population Biology*, 3:87–112; erratum, *ibid.* 3 (1972), 240; erratum, *ibid.* 3 (1972), 376, 1972.
- [107] W. J. EWENS : *Mathematical population genetics. I*, vol. 27 de *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer-Verlag, New York, second éd., 2004. Theoretical introduction.
- [108] P. A. FERRARI, S. MARTÍNEZ et P. PICCO : Existence of nontrivial quasi-stationary distributions in the birth-death chain. *Adv. Appl. Probab.*, 24(4):795–813, 1992.
- [109] R. FERRIÈRE, J. L. BRONSTEIN, S. RINALDI, R. LAW et M. GAUDUCHON : Cheating and the evolutionary stability of mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269:773–780, 2002.
- [110] R. FERRIÈRE et M. GATTO : Lyapunov exponents and the mathematics of invasion in oscillatory or chaotic populations. *Theor. Pop. Biol.*, 48:126–171, 1995.

- [111] A. FIGALLI : Existence and uniqueness of martingale solutions for SDEs with rough or degenerate coefficients. *J. Funct. Anal.*, 254(1):109–153, 2008.
- [112] K. E. FILCHAK, J. B. ROETHELE et J. L. FEDER : Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *rhagoletis pomonella*. *Nature*, 407(6805):739–742, 10 2000.
- [113] D. C. FLASPOHLER : Quasi-stationary distributions for absorbing continuous-time denumerable Markov chains. *Ann. Inst. Statist. Math.*, 26:351–356, 1974.
- [114] W. H. FLEMING et H. M. SONER : *Controlled Markov processes and viscosity solutions*, vol. 25 de *Stochastic Modelling and Applied Probability*. Springer, New York, second édn, 2006.
- [115] W. H. FLEMING et P. E. SOUGANIDIS : PDE-viscosity solution approach to some problems of large deviations. *Ann. Scuola Norm. Sup. Pisa Cl. Sci. (4)*, 13(2):171–192, 1986.
- [116] J. FONTBONA et M. MARTINEZ : Paths clustering and an existence result for stochastic vortex systems. *J. Stat. Phys.*, 128(3):699–719, 2007.
- [117] N. FOURNIER et S. MÉLÉARD : A microscopic probabilistic description of a locally regulated population and macroscopic approximations. *Ann. Appl. Probab.*, 14(4):1880–1919, 2004.
- [118] M. FREIDLIN : Limit theorems for large deviations and reaction-diffusion equations. *Ann. Probab.*, 13(3):639–675, 1985.
- [119] M. I. FREIDLIN : Semi-linear PDEs and limit theorems for large deviations. In *École d'Été de Probabilités de Saint-Flour XX—1990*, vol. 1527 de *Lecture Notes in Math.*, p. 1–109. Springer, Berlin, 1992.
- [120] M. I. FREIDLIN et A. D. WENTZELL : *Random perturbations of dynamical systems*, vol. 260 de *Grundlehren der Mathematischen Wissenschaften [Fundamental Principles of Mathematical Sciences]*. Springer-Verlag, New York, 1984. Translated from the Russian by Joseph Szücs.
- [121] M. FUKUSHIMA, Y. ŌSHIMA et M. TAKEDA : *Dirichlet forms and symmetric Markov processes*, vol. 19 de *de Gruyter Studies in Mathematics*. Walter de Gruyter & Co., Berlin, 1994.
- [122] A. GANDHI, S. LEVIN et S. ORSZAG : Nucleation and relaxation from meta-stability in spatial ecological models. *J. Theor. Biol.*, 200:121–146, 1999.
- [123] S. GANDON, M. E. HOCHBERG, R. D. HOLT et T. DAY : What limits the evolutionary emergence of pathogens? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 368, 2013.
- [124] R. A. GATENBY, E. T. GAWLINSKI, F. GMITRO, Arthur, B. KAYLOR et R. J. GILLIES : Acid-mediated tumor invasion : a multidisciplinary study. *Cancer Research*, 66(10):5216–5223, 2006.
- [125] J. GEIGER et G. KERSTING : Depth-first search of random trees, and Poisson point processes. In *Classical and modern branching processes (Minneapolis, MN, 1994)*, vol. 84 de *IMA Vol. Math. Appl.*, p. 111–126. Springer, New York, 1997.
- [126] S. GENIEYS, N. BESSONOV et V. VOLPERT : Mathematical model of evolutionary branching. *Math. Comput. Modelling*, 49(11-12):2109–2115, 2009.
- [127] S. A. H. GERITZ : Resident-invader dynamics and the coexistence of similar strategies. *J. Math. Biol.*, 50(1):67–82, 2005.
- [128] S. A. H. GERITZ, M. GYLLENBERG, F. J. A. JACOBS et K. PARVINEN : Invasion dynamics and attractor inheritance. *J. Math. Biol.*, 44(6):548–560, 2002.
- [129] S. A. H. GERITZ, E. KISDI, G. MESZENA et J. A. J. METZ : Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evol. Ecol.*, 12:35–57, 1998.
- [130] S. A. H. GERITZ, J. A. J. METZ, E. KISDI et G. MESZENA : The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Phys. Rev. Lett.*, 78:2024–2027, 1997.
- [131] S. A. H. GERITZ, E. van der MEIJDEN et J. A. J. METZ : Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theor. Pop. Biol.*, 55:324–343, 1999.
- [132] D. T. GILLESPIE : Approximate accelerated stochastic simulation of chemically reacting systems. *The Journal of Chemical Physics*, 115(4):1716–1711, 2001.
- [133] E. GOBET : Euler schemes and half-space approximation for the simulation of diffusion in a domain. *ESAIM Probab. Statist.*, 5:261–297 (electronic), 2001.
- [134] E. GOBET et C. LABART : Solving BSDE with adaptive control variate. *SIAM J. Numer. Anal.*, 48(1):257–277, 2010.

- [135] F. GOSSELIN : Asymptotic behavior of absorbing Markov chains conditional on nonabsorption for applications in conservation biology. *Ann. Appl. Probab.*, 11(1):261–284, 2001.
- [136] V. GRIMM et S. F. RAILSBACK : *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, 2005.
- [137] S. GUINDON et O. GASCUEL : A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.*, 52(5):696–704, 2003.
- [138] A. GUPTA, J. A. METZ et V. C. TRAN : A new proof for the convergence of an individual based model to the trait substitution sequence. *Acta Appl. Math.*, 2013. to appear.
- [139] M. GYLLENBERG et G. MESZÉNA : On the impossibility of coexistence of infinitely many strategies. *J. Math. Biol.*, 50(2):133–160, 2005.
- [140] M. GYLLENBERG et J. A. J. METZ : On fitness in structured metapopulations. *J. Math. Biol.*, 43(6):545–560, 2001.
- [141] M. GYLLENBERG, K. PARVINEN et U. DIECKMANN : Evolutionary suicide and evolution of dispersal in structured metapopulations. *J. Math. Biol.*, 45(2):79–105, 2002.
- [142] I. GYÖNGY et N. KRYLOV : Existence of strong solutions for Itô's stochastic equations via approximations. *Probab. Theory Related Fields*, 105(2):143–158, 1996.
- [143] I. GYÖNGY et M. RÁSONYI : A note on Euler approximations for SDEs with Hölder continuous diffusion coefficients. *Stochastic Process. Appl.*, 121(10):2189–2200, 2011.
- [144] M. HÄMÄLÄINEN, R. HARI, R. J. ILMONEMI, J. KNUUTILA et O. V. LOUNASMAA : Magnetoencephalography-theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain. *Rev. Mod. Phys.*, 65:413–497, Apr 1993.
- [145] J. W. HARRIS, S. C. HARRIS et A. E. KYPRIANOU : Further probabilistic analysis of the Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piscounov equation : one sided travelling-waves. *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.*, 42(1):125–145, 2006.
- [146] S. C. HARRIS : Travelling-waves for the FKPP equation via probabilistic arguments. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. A*, 129(3):503–517, 1999.
- [147] M. HAURAY : On two-dimensional Hamiltonian transport equations with L^p_{loc} coefficients. *Ann. Inst. H. Poincaré Anal. Non Linéaire*, 20(4):625–644, 2003.
- [148] M. HAURAY : On Liouville transport equation with force field in BV_{loc} . *Comm. Partial Differential Equations*, 29(1-2):207–217, 2004.
- [149] M. HAURAY, C. LE BRIS et P.-L. LIONS : Deux remarques sur les flots généralisés d'équations différentielles ordinaires. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 344(12):759–764, 2007.
- [150] B. HENRY : Génétique des populations et inférence ancestrale sur des processus de branchement en temps continu. Mémoire de D.E.A., Université de Lorraine, France, 2013.
- [151] P. HENRY-LABORDÈRE : Counterparty risk valuation : A marked branching diffusion approach. Preprint arXiv :1203.2369, 2012.
- [152] T. HERBEN et A. NOVOPLANSKY : Implications of self/non-self discrimination for spatial patterning of clonal plants. *Evol. Ecol.*, 22:337–350, 2008.
- [153] M. W. HIRSCH : Systems of differential equations which are competitive or cooperative. I. Limit sets. *SIAM J. Math. Anal.*, 13(2):167–179, 1982.
- [154] J. HOFBAUER et K. SIGMUND : Adaptive dynamics and evolutionary stability. *Appl. Math. Lett.*, 3(4):75–79, 1990.
- [155] J. HOFBAUER et K. SIGMUND : *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [156] G. HÖGNÄS : On the quasi-stationary distribution of a stochastic Ricker model. *Stoch. Process. Appl.*, 70(2):243–263, 1997.
- [157] M. HOLST : *The Poisson-Boltzmann Equation, Analysis and Multilevel Numerical Solution*. Thèse de doctorat, University of Illinois, Urbana-Champaign, 1994.
- [158] M. J. HUTCHINGS : Clonal plants as cooperative systems : benefits in heterogeneous environments. *Plant Species Biology*, 14:1–10, 1999.
- [159] N. IKEDA, M. NAGASAWA et S. WATANABE : Branching Markov processes. I. *J. Math. Kyoto Univ.*, 8:233–278, 1968.

- [160] N. IKEDA, M. NAGASAWA et S. WATANABE : Branching Markov processes. II. *J. Math. Kyoto Univ.*, 8:365–410, 1968.
- [161] N. IKEDA, M. NAGASAWA et S. WATANABE : Branching Markov processes. III. *J. Math. Kyoto Univ.*, 9:95–160, 1969.
- [162] J. ISTAS : *Mathematical modeling for the life sciences*. Universitext. Springer-Verlag, Berlin, 2005.
- [163] K. ITO : On stochastic differential equations. *Mem. Amer. Math. Soc.*, 1951(4):51, 1951.
- [164] K. ITÔ et H. P. MCKEAN, Jr. : *Diffusion processes and their sample paths*. Springer-Verlag, Berlin, 1974. Second printing, corrected, Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften, Band 125.
- [165] P.-E. JABIN : Differential equations with singular fields. *J. Math. Pures Appl. (9)*, 94(6):597–621, 2010.
- [166] P.-E. JABIN et G. RAOUL : On selection dynamics for competitive interactions. *J. Math. Biol.*, 63(3):493–517, 2011.
- [167] P. JAGERS et O. NERMAN : The growth and composition of branching populations. *Adv. in Appl. Probab.*, 16(2):221–259, 1984.
- [168] P. JAGERS et O. NERMAN : Limit theorems for sums determined by branching and other exponentially growing processes. *Stochastic Process. Appl.*, 17(1):47–71, 1984.
- [169] B. JOURDAIN, S. MÉLÉARD et W. A. WOYCZYNSKI : Lévy flights in evolutionary ecology. *J. Math. Biol.*, 65(4):677–707, 2012.
- [170] S. KARLIN et J. MCGREGOR : Linear growth models with many types and multidimensional Hahn polynomials. In *Theory and application of special functions (Proc. Advanced Sem., Math. Res. Center, Univ. Wisconsin, Madison, Wis., 1975)*, p. 261–288. Math. Res. Center, Univ. Wisconsin, Publ. No. 35. Academic Press, New York, 1975.
- [171] H. KESTEN : A ratio limit theorem for (sub) Markov chains on $\{1, 2, \dots\}$ with bounded jumps. *Adv. in Appl. Probab.*, 27(3):652–691, 1995.
- [172] M. KIJIMA et E. SENETA : Some results for quasi-stationary distributions of birth-death processes. *J. Appl. Probab.*, 28(3):503–511, 1991.
- [173] M. KIMURA : A stochastic model concerning the maintenance of genetic variability in quantitative characters. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 54:731–736, 1965.
- [174] M. KIMURA : *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, 1983.
- [175] J. F. C. KINGMAN : The coalescent. *Stochastic Process. Appl.*, 13(3):235–248, 1982.
- [176] J. F. C. KINGMAN : On the genealogy of large populations. *J. Appl. Probab.*, Special Vol. 19A:27–43, 1982. Essays in statistical science.
- [177] E. KISDI : Evolutionary branching under asymmetric competition. *J. Theor. Biol.*, 197:149–162, 1999.
- [178] E. KISDI et S. A. H. GERITZ : Adaptive dynamics in allele space : Evolution of genetic polymorphism by small mutations in a heterogeneous environment. *Evolution*, 53:993–1008, 1999.
- [179] E. KISDI, F. J. A. JACOBS et S. A. H. GERITZ : Red queen evolution by cycles of evolutionary branching and extinction. *Selection*, 2:161–176, 2001.
- [180] L. KLIMEŠ, J. KLIMEŠOVA, R. J. J. HENDRIKS et J. van GROENENDAEL : Clonal plants architectures : a comparative analysis of form and function. In H. de KROON et J. van GROENENDALE, édés : *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, p. 1–29, Leiden, 1997. Backhuys Publishers.
- [181] A. KOHATSU-HIGA, A. LEJAY et K. YASUDA : Weak approximation errors for stochastic differential equations with non-regular drift. Preprint hal-00840211, juil. 2013.
- [182] A. S. KONDRASHOV et F. A. KONDRASHOV : Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature*, 400:351–354, 1999.
- [183] M. KOPP et J. HERMISSE : The genetic basis of phenotypic adaptation I : Fixation of beneficial mutations in the moving optimum model ; II : The distribution of adaptive substitutions in the moving optimum model. *Genetics*, 182–183:233–249 ; 1453–1476, 2009.

- [184] N. V. KRYLOV : A certain estimate from the theory of stochastic integrals. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 16:446–457, 1971.
- [185] N. V. KRYLOV : *Controlled diffusion processes*, vol. 14 de *Applications of Mathematics*. Springer-Verlag, New York, 1980. Translated from the Russian by A. B. Aries.
- [186] N. V. KRYLOV : The heat equation in $L_q((0, T), L_p)$ -spaces with weights. *SIAM J. Math. Anal.*, 32(5):1117–1141, 2001.
- [187] N. V. KRYLOV et M. RÖCKNER : Strong solutions of stochastic equations with singular time dependent drift. *Probab. Theory Related Fields*, 131(2):154–196, 2005.
- [188] V. P. KURENOK et A. N. LEPEYEV : On multi-dimensional SDEs with locally integrable coefficients. *Rocky Mountain J. Math.*, 38(1):139–174, 2008.
- [189] J. KYBIC, M. CLERC, O. FAUGERAS, R. KERIVEN et T. PAPADOPOULOU : Fast multipole acceleration of the meg/eeg boundary element method. *Physics in Medicine and Biology*, 50(19):4695, 2005.
- [190] A. E. KYPRIANOU : Travelling wave solutions to the K-P-P equation : alternatives to Simon Harris’ probabilistic analysis. *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.*, 40(1):53–72, 2004.
- [191] E. M. LABOLLE, J. QUASTEL, G. E. FOGG et J. GRAVNER : Diffusion processes in composite porous media and their numerical integration by random walks : Generalized stochastic differential equations with discontinuous coefficients. *Water Resources Research*, 36(3):651–662, 2000.
- [192] O. A. LADYŽENSKAJA, V. A. SOLONNIKOV et N. N. URAL’CEVA : *Linear and quasilinear equations of parabolic type*. Translated from the Russian by S. Smith. Translations of Mathematical Monographs, Vol. 23. American Mathematical Society, Providence, R.I., 1967.
- [193] O. A. LADYZHENSKAYA et N. N. URAL’TSEVA : *Linear and quasilinear elliptic equations*. Translated from the Russian by Scripta Technica, Inc. Translation editor : Leon Ehrenpreis. Academic Press, New York, 1968.
- [194] A. LAMBERT : The branching process with logistic growth. *Ann. Appl. Probab.*, 15(2):1506–1535, 2005.
- [195] A. LAMBERT : The allelic partition for coalescent point processes. *Markov Process. Related Fields*, 15(3):359–386, 2009.
- [196] A. LAMBERT : The contour of splitting trees is a Lévy process. *Ann. Probab.*, 38(1):348–395, 2010.
- [197] A. LAMBERT : Species abundance distributions in neutral models with immigration or mutation and general lifetimes. *J. Math. Biol.*, 63(1):57–72, 2011.
- [198] A. LAMBERT, H. MORLON et R. S. ETIENNE : The reconstructed tree in the lineage-based model of protracted speciation. Preprint arXiv :1301.5512, 2014.
- [199] A. LAMBERT et L. POPOVIC : The coalescent point process of branching trees. *Ann. Appl. Probab.*, 23(1):99–144, 2013.
- [200] A. LAMBERT et T. STADLER : Birth-death models and coalescent point processes : The shape and probability of reconstructed phylogenies. *Theor. Pop. Biol.*, 90:113–128, 2013.
- [201] A. LAMBERT et M. STEEL : Predicting the loss of phylogenetic diversity under non-stationary diversification models. *J. Theoret. Biol.*, 337:111–124, 2013.
- [202] A. LAMBERT et P. TRAPMAN : Splitting trees stopped when the first clock rings and Vervaat’s transformation. *J. Appl. Probab.*, 50(1):208–227, 2013.
- [203] R. LAW et U. DIECKMANN : Moment approximations of individual-based models. In U. DIECKMANN, R. LAW et J. A. J. METZ, eds : *The geometry of ecological interactions : simplifying spatial complexity*, p. 252–270. Cambridge University Press, 2000.
- [204] R. LAW, D. J. MURRELL et U. DIECKMANN : Population growth in space and time : spatial logistic equations. *Ecology*, 84(1):252–262, 2003.
- [205] C. LE BRIS, T. LELIÈVRE, M. LUSKIN et D. PEREZ : A mathematical formalization of the parallel replica dynamics. *Monte Carlo Methods Appl.*, 18(2):119–146, 2012.
- [206] C. LE BRIS et P.-L. LIONS : Renormalized solutions of some transport equations with partially $W^{1,1}$ velocities and applications. *Ann. Mat. Pura Appl. (4)*, 183(1):97–130, 2004.

- [207] C. LE BRIS et P.-L. LIONS : Existence and uniqueness of solutions to Fokker-Planck type equations with irregular coefficients. *Comm. Partial Differential Equations*, 33(7-9):1272–1317, 2008.
- [208] J.-F. LE GALL : Applications du temps local aux équations différentielles stochastiques unidimensionnelles. In *Seminar on probability, XVII*, vol. 986 de *Lecture Notes in Math.*, p. 15–31. Springer, Berlin, 1983.
- [209] J.-F. LE GALL : One-dimensional stochastic differential equations involving the local times of the unknown process. In *Stochastic analysis and applications (Swansea, 1983)*, vol. 1095 de *Lecture Notes in Math.*, p. 51–82. Springer, Berlin, 1984.
- [210] Y. LE JAN et A. S. SZNITMAN : Stochastic cascades and 3-dimensional Navier-Stokes equations. *Probab. Theory Related Fields*, 109(3):343–366, 1997.
- [211] A. R. LEACH : *Molecular Modelling : Principles and Applications*. Pearson Prentice Hall, April 2001.
- [212] M. R. LEADBETTER, G. LINDGREN et H. ROOTZÉN : *Extremes and related properties of random sequences and processes*. Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York, 1983.
- [213] O. LEIMAR : Multidimensional continuous stability and the canonical equation of adaptive dynamics. In J. A. J. METZ et U. DIECKMANN, eds : *Elements of Adaptive Dynamics*. Cambridge University Press, 2001.
- [214] O. LEIMAR : Multidimensional convergence stability. *Evol. Ecol. Res.*, 11:191–208, 2009.
- [215] O. LEIMAR, M. DOEBELI et U. DIECKMANN : Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient. *Evolution*, 62(4):807–822, 2008.
- [216] A. LEJAY : Simulating a diffusion on a graph. Application to reservoir engineering. *Monte Carlo Methods Appl.*, 9(3):241–255, 2003.
- [217] A. LEJAY : On the constructions of the skew Brownian motion. *Probab. Surv.*, 3:413–466, 2006.
- [218] A. LEJAY et S. MAIRE : Simulating diffusions with piecewise constant coefficients using a kinetic approximation. *Comput. Methods Appl. Mech. Engrg.*, 199(29-32):2014–2023, 2010.
- [219] A. LEJAY et S. MAIRE : New Monte Carlo schemes for simulating diffusions in discontinuous media. *J. Comput. Appl. Math.*, 245:97–116, 2013.
- [220] A. LEJAY et M. MARTINEZ : A scheme for simulating one-dimensional diffusion processes with discontinuous coefficients. *Ann. Appl. Probab.*, 16(1):107–139, 2006.
- [221] A. LEJAY et G. PICHOT : Simulating diffusion processes in discontinuous media : a numerical scheme with constant time steps. *J. Comput. Phys.*, 231(21):7299–7314, 2012.
- [222] T. LELIÈVRE et M. STOLTZ, G. an Rousset : *Free Energy Computations : A Mathematical Perspective*. Imperial College Press, 2010.
- [223] H. LEMAN, S. MÉLÉARD et S. MIRRAHIMI : Influence of a spatial structure on the long time behavior of a competitive Lotka-Volterra type system. Preprint arXiv :1401.1182, 2014.
- [224] D. LÉPINGLE : Euler scheme for reflected stochastic differential equations. *Math. Comput. Simulation*, 38(1-3):119–126, 1995. Probabilités numériques (Paris, 1992).
- [225] M. A. LEWIS et S. PACALA : Modeling and analysis of stochastic invasion processes. *J. Math. Biol.*, 41:387–429, 2000.
- [226] P.-L. LIONS : Sur les équations différentielles ordinaires et les équations de transport. *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. I Math.*, 326(7):833–838, 1998.
- [227] P.-L. LIONS : Equations et systèmes paraboliques : quelques questions nouvelles. Cours au Collège de France. Vidéo disponible sur <http://www.college-de-france.fr/site/pierre-louis-lions/>, 2012.
- [228] J. LITTIN C. : Uniqueness of quasistationary distributions and discrete spectra when ∞ is an entrance boundary and 0 is singular. *J. Appl. Probab.*, 49(3):719–730, 2012.
- [229] J. A. LÓPEZ-MIMBELA : A probabilistic approach to existence of global solutions of a system of nonlinear differential equations. In *Fourth Symposium on Probability Theory and Stochastic Processes (Spanish) (Guanajuato, 1996)*, vol. 12 de *Aportaciones Mat. Notas Investigación*, p. 147–155. Soc. Mat. Mexicana, México, 1996.

-
- [230] J. A. LÓPEZ-MIMBELA : Branching particle representation of a class of semilinear equations. *Pliska Stud. Math. Bulgar.*, 16:101–119, 2004.
- [231] J. A. LÓPEZ-MIMBELA et A. WAKOLBINGER : A probabilistic proof of non-explosion of a non-linear PDE system. *J. Appl. Probab.*, 37(3):635–641, 2000.
- [232] A. LORZ, S. MIRRAHIMI et B. PERTHAME : Dirac mass dynamics in multidimensional nonlocal parabolic equations. *Comm. Partial Differential Equations*, 36(6):1071–1098, 2011.
- [233] L. LOVETT-DOUST : Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *Journal of Ecology*, 69:743–755, 1981.
- [234] R. MACARTHUR : Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Pop. Biol.*, 1:1–11, 1970.
- [235] R. C. MACLEAN : Adaptive radiation in microbial microcosm. *J. Evol. Biol.*, 18:1376–1386, 2005.
- [236] S. MAIRE et G. NGUYEN : Stochastic finite differences for elliptic diffusion equations in stratified domains. Preprint hal-00809203.
- [237] P. MARROW, R. LAW et C. CANNINGS : The coevolution of predator-prey interactions : ESSs and red queen dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 250:133–141, 1992.
- [238] G. MARTIN, R. AGUILER, J. RAMSAYER, O. KALTZ et O. RONCE : The probability of evolutionary rescue : towards a quantitative comparison between theory and evolution experiments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 368(1610):20120088, 2013.
- [239] M. MARTINEZ et D. TALAY : Discrétisation d'équations différentielles stochastiques unidimensionnelles à générateur sous forme divergence avec coefficient discontinu. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 342(1):51–56, 2006.
- [240] M. MARTINEZ et D. TALAY : One-dimensional parabolic diffraction equations : pointwise estimates and discretization of related stochastic differential equations with weighted local times. *Electron. J. Probab.*, 17:no. 27, 30, 2012.
- [241] S. MARTINEZ, P. PICCO et J. SAN MARTIN : Domain of attraction of quasi-stationary distributions for the Brownian motion with drift. *Adv. in Appl. Probab.*, 30(2):385–408, 1998.
- [242] S. MARTÍNEZ, J. SAN MARTIN et D. VILLEMONAIS : Existence and uniqueness of a quasi-stationary distribution for markov processes with fast return from infinity. Preprint arXiv :1202.0677, 2012.
- [243] Y. E. MARUVKA, N. M. SHNERB, D. A. KESSLER et R. E. RICKLEFS : Model for macroevolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(27):E2460–E2469, 2013.
- [244] M. MASCAGNI et N. A. SIMONOV : Monte Carlo methods for calculating some physical properties of large molecules. *SIAM J. Sci. Comput.*, 26(1):339–357 (electronic), 2004.
- [245] H. MATSUDA, N. OGITA, A. SASAKI et K. SATO : Statistical mechanics of populations : The lattice Lotka-Volterra model. *Progr. Theor. Phys.*, 88:1035–1049, 1992.
- [246] J. MAYNARD SMITH et J. HAIGH : The hitch-hiking effect of a favorable gene. *Genet. Research*, 23:23–35, 1974.
- [247] A. J. MCKANE et T. J. NEWMAN : Stochastic models in population biology and their deterministic analogs. *Phys. Rev. E*, 70:041902, 2004.
- [248] H. P. MCKEAN : Application of Brownian motion to the equation of Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov. *Comm. Pure Appl. Math.*, 28(3):323–331, 1975.
- [249] S. MÉLÉARD et V. C. TRAN : Trait substitution sequence process and canonical equation for age-structured populations. *J. Math. Biol.*, 58(6):881–921, 2009.
- [250] S. MÉLÉARD et V. C. TRAN : Nonlinear historical superprocess approximations for population models with past dependence. *Electron. J. Probab.*, 17:no. 47, 32, 2012.
- [251] S. MÉLÉARD et V. C. TRAN : Slow and fast scales for superprocess limits of age-structured populations. *Stochastic Process. Appl.*, 122(1):250–276, 2012.
- [252] S. MÉLÉARD et D. VILLEMONAIS : Quasi-stationary distributions and population processes. *Probab. Surv.*, 9:340–410, 2012.

- [253] R. V. MENDES et F. CIPRIANO : A stochastic representation for the Poisson-Vlasov equation. *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.*, 13(1):221–226, 2008.
- [254] G. MESZÉNA, M. GYLLENBERG, F. J. JACOBS et J. A. J. METZ : Link between population dynamics and dynamics of Darwinian evolution. *Phys. Rev. Lett.*, 95:078105–1–078105–4, 2005.
- [255] G. MESZÉNA, M. GYLLENBERG, L. PÁSZTOR et J. A. J. METZ : Competitive exclusion and limiting similarity : a unified theory. *Theor. Pop. Biol.*, 69(1):68–87, 2006.
- [256] J. A. J. METZ, S. A. H. GERITZ, G. MESZÉNA, F. J. A. JACOBS et J. S. van HEERWAARDEN : Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In *Stochastic and spatial structures of dynamical systems (Amsterdam, 1995)*, Konink. Nederl. Akad. Wetensch. Verh. Afd. Natuurk. Eerste Reeks, 45, p. 183–231. North-Holland, Amsterdam, 1996.
- [257] J. A. J. METZ, R. M. NISBET et S. A. H. GERITZ : How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends Ecol. Evol.*, 7:198–202, 1992.
- [258] S. MEYN et R. L. TWEEDIE : *Markov chains and stochastic stability*. Cambridge University Press, Cambridge, second éd., 2009. With a prologue by Peter W. Glynn.
- [259] R. MIKULEVIČIUS et E. PLATEN : Rate of convergence of the Euler approximation for diffusion processes. *Math. Nachr.*, 151:233–239, 1991.
- [260] S. MIRRAHIMI, B. PERTHAME et J. Y. WAKANO : Evolution of species trait through resource competition. *J. Math. Biol.*, 64(7):1189–1223, 2012.
- [261] D. MOLLISON : Spatial contact model for ecological and epidemic spread. *J. R. Stat. Soc. B*, 39:283–326, 1977.
- [262] J. D. MURRAY : *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, second edition éd., 1993.
- [263] M. MUSTIN, T. G. BENTON, C. DYTHAM et J. M. J. TRAVIS : The dynamics of climate-induced range shifting ; perspective from simulation modelling. *Oikos*, 118(1):131–137, 2012.
- [264] M. NAGASAWA et T. SIRAO : Probabilistic treatment of the blowing up of solutions for a nonlinear integral equation. *Trans. Amer. Math. Soc.*, 139:301–310, 1969.
- [265] I. NÅSELL : On the quasi-stationary distribution of the stochastic logistic epidemic. *Math. Biosci.*, 156(1-2):21–40, 1999. Epidemiology, cellular automata, and evolution (Sofia, 1997).
- [266] M. NISIO : Stochastic control related to branching diffusion processes. *J. Math. Kyoto Univ.*, 25(3):549–575, 1985.
- [267] B. OBORNY : Growth rules in clonal plants and environmental predictability — a simulation study. *Journal of Ecology*, 82:341–351, 1994.
- [268] B. OBORNY, Á. KUN, T. CZÁRÁN et S. BOKROS : The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology*, 81:3291–3304, 2000.
- [269] L. O’MALLEY, J. BASHAM, J. A. YASI, G. KORNISS, A. ALLSTADT et T. CARACO : Invasive advance of an advantageous mutation : nucleation theory. *Theor. Pop. Biol.*, 70:464–478, 2006.
- [270] M. OSSIANDER : A probabilistic representation of solutions of the incompressible Navier-Stokes equations in \mathbf{R}^3 . *Probab. Theory Related Fields*, 133(2):267–298, 2005.
- [271] O. OVASKAINEN et S. J. CORNELL : Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *J. Appl. Probab.*, 40(3):557–580, 2003.
- [272] S. K. PARKS, J. CHICHE et J. POUYSSÉGUR : pH control mechanisms of tumor survival and growth. *Journal of Cellular Physiology*, 226(2):299–308, 2011.
- [273] S. K. PARKS, J. CHICHE et J. POUYSSÉGUR : Disrupting proton dynamics and metabolism for novel cancer therapy development. *Nature Reviews Cancer*, 13:611–623, 2013.
- [274] K. PARVINEN et J. A. J. METZ : A novel fitness proxy in structured locally finite metapopulations with diploid genetics, with an application to dispersal evolution. *Theor. Pop. Biol.*, 73:517–528, 2008.
- [275] N. PERRIN : Probabilistic interpretation for the nonlinear Poisson-Boltzmann equation in molecular dynamics. In *Congrès National de Mathématiques Appliquées et Industrielles*, vol. 35 de *ESAIM Proc.*, p. 174–183. EDP Sci., Les Ulis, 2011.

- [276] N. PERRIN : *Méthodes stochastiques en dynamique moléculaire*. Thèse de doctorat, Université de Nice – Sophia Antipolis, 2013.
- [277] B. PERTHAME et G. BARLES : Dirac concentrations in Lotka-Volterra parabolic PDEs. *Indiana Univ. Math. J.*, 57(7):3275–3301, 2008.
- [278] B. PERTHAME et S. GÉNIEYS : Concentration in the nonlocal Fisher equation : the Hamilton-Jacobi limit. *Math. Model. Nat. Phenom.*, 2(4):135–151, 2007.
- [279] B. PERTHAME et P. E. SOUGANIDIS : Front propagation for a jump process model arising in spatial ecology. *Discrete Contin. Dyn. Syst.*, 13(5):1235–1246, 2005.
- [280] G. PESKIR : A change-of-variable formula with local time on curves. *J. Theoret. Probab.*, 18(3):499–535, 2005.
- [281] G. PESKIR : A change-of-variable formula with local time on surfaces. In *Séminaire de Probabilités XL*, vol. 1899 de *Lecture Notes in Math.*, p. 69–96. Springer, Berlin, 2007.
- [282] P. PFAFFELHUBER et A. WAKOLBINGER : The process of most recent common ancestors in an evolving coalescent. *Stochastic Process. Appl.*, 116(12):1836–1859, 2006.
- [283] B. L. PHILLIPS, G. P. BROWN, J. K. WEBB et R. SHINE : Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 439:803, 2006.
- [284] J. POLECHOVÁ et N. BARTON : Speciation through competition : a critical review. *Evolution*, 59:1194–1210, 2005.
- [285] J. POLECHOVÁ, N. BARTON et G. MARION : Species’ range : adaptation in space and time. *Am. Nat.*, 174(5):E186–E204, 2009.
- [286] L. POPOVIC : Asymptotic genealogy of a critical branching process. *Ann. Appl. Probab.*, 14(4):2120–2148, 2004.
- [287] N. I. PORTENKO : Diffusion processes with a generalized drift coefficient. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 24(1):62–77, 1979.
- [288] N. I. PORTENKO : Stochastic differential equations with a generalized drift vector. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 24(2):332–347, 1979.
- [289] P. E. PROTTER : *Stochastic integration and differential equations*, vol. 21 de *Stochastic Modelling and Applied Probability*. Springer-Verlag, Berlin, 2005. Second edition. Version 2.1, Corrected third printing.
- [290] J. M. RAMIREZ : Multiplicative cascades applied to PDEs (two numerical examples). *J. Comput. Phys.*, 214(1):122–136, 2006.
- [291] D. A. RAND, M. J. KEELING et H. B. WILSON : Invasion, stability and evolution to criticality in spatially-extended, artificial host-pathogen ecologies. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 259:55–63, 1995.
- [292] G. RAOUL : Long time evolution of populations under selection and vanishing mutations. *Acta Appl. Math.*, 114(1-2):1–14, 2011.
- [293] A. RASULOV, G. RAIMOVA et M. MASCAGNI : Monte Carlo solution of Cauchy problem for a nonlinear parabolic equation. *Math. Comput. Simulation*, 80(6):1118–1123, 2010.
- [294] M. RICHARD : *Arbres, Processus de branchement non markoviens et Processus de Lévy*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, 2011. Disponible sur <http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00649235/fr/>.
- [295] M. RICHARD : Limit theorems for supercritical age-dependent branching processes with neutral immigration. *Adv. in Appl. Probab.*, 43(1):276–300, 2011.
- [296] M. RICHARD : Lévy processes conditioned on having a large height process. *Ann. Inst. Henri Poincaré Probab. Stat.*, 49(4):982–1013, 2013.
- [297] M. RICHARD : Splitting trees with neutral mutations at birth. Preprint arXiv :1305.3319, 2013.
- [298] D. W. RITCHIE, A. W. GHOORAH, L. MAVRIDIS et V. VENKATRAMAN : Fast protein structure alignment using gaussian overlap scoring of backbone peptide fragment similarity. *Bioinformatics*, 28(24):3274–3281, 2012.
- [299] M. RÖCKNER et X. ZHANG : Weak uniqueness of Fokker-Planck equations with degenerate and bounded coefficients. *C. R. Math. Acad. Sci. Paris*, 348(7-8):435–438, 2010.

- [300] S. ROELLY et A. ROUAULT : Construction et propriétés de martingales des branchements spatiaux interactifs. *Int. Stat. Rev.*, 58:173–189, 1990.
- [301] S. ROELLY-COPPOLETTA : A criterion of convergence of measure-valued processes : application to measure branching processes. *Stochastics*, 17(1-2):43–65, 1986.
- [302] J. A. ROUGHGARDEN : *Theory of population genetics and evolutionary ecology : an introduction*. Macmillan, New York, 1979.
- [303] B. ROYNETTE et M. YOR : *Penalising Brownian paths*, vol. 1969 de *Lecture Notes in Mathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 2009.
- [304] A. ROZKOSZ et L. SŁOMIŃSKI : On existence and stability of weak solutions of multidimensional stochastic differential equations with measurable coefficients. *Stochastic Process. Appl.*, 37(2): 187–197, 1991.
- [305] K. K. SABELFELD : *Monte Carlo methods in boundary value problems*. Springer Series in Computational Physics. Springer-Verlag, Berlin, 1991. Translated from the Russian.
- [306] P. C. SABETI, D. E. REICH, J. M. HIGGINS, H. Z. P. LEVINE, D. J. RICHTER, S. F. SCHAFFNER, S. B. GABRIEL, J. V. PLATKO, N. J. PATTERSON, G. J. McDONALD, H. C. ACKERMAN, S. J. CAMPBELL, D. ALTSHULER, R. COOPER, D. KWIATKOWSKI, R. WARD et E. S. LANDER : Detecting recent positive selection in the human genome from haplotype structure. *Nature*, 419(6909):832–837, 10 2002.
- [307] R. G. SAFARYAN : Branching diffusion processes and systems of differential reaction-diffusion equations. *Mat. Sb. (N.S.)*, 134(176)(4):530–545, 576, 1987.
- [308] U. K. SCHLIEWEN, D. TAUTZ et S. PAABO : Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature*, 368(6472):629–632, 04 1994.
- [309] D. SCHLUTER : *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford, 2000.
- [310] E. SENETA et D. VERE-JONES : On quasi-stationary distributions in discrete-time Markov chains with a denumerable infinity of states. *J. Appl. Probab.*, 3:403–434, 1966.
- [311] T. SENF : On one-dimensional stochastic differential equations without drift and with time-dependent diffusion coefficients. *Stochastics Stochastics Rep.*, 43(3-4):199–220, 1993.
- [312] N. A. SIMONOV : Walk-on-spheres algorithm for solving boundary-value problems with continuity flux conditions. In *Monte Carlo and quasi-Monte Carlo methods 2006*, p. 633–643. Springer, Berlin, 2008.
- [313] N. A. SIMONOV, M. MASCAGNI et M. O. FENLEY : Monte Carlo-based linear Poisson-Boltzmann approach makes accurate salt-dependent solvation free energy predictions possible. *J. Chem. Phys.*, 127:185105–1–185105–6, 2007.
- [314] A. V. SKOROHOD : Branching diffusion processes. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 9:492–497, 1964.
- [315] H. L. SMITH et P. WALTMAN : *The theory of the chemostat*, vol. 13 de *Cambridge Studies in Mathematical Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1995. Dynamics of microbial competition.
- [316] D. W. STROOCK : Diffusion semigroups corresponding to uniformly elliptic divergence form operators. In *Séminaire de Probabilités, XXII*, vol. 1321 de *Lecture Notes in Math.*, p. 316–347. Springer, Berlin, 1988.
- [317] D. W. STROOCK et S. R. S. VARADHAN : Diffusion processes with continuous coefficients. I. *Comm. Pure Appl. Math.*, 22:345–400, 1969.
- [318] D. W. STROOCK et S. R. S. VARADHAN : Diffusion processes with continuous coefficients. II. *Comm. Pure Appl. Math.*, 22:479–530, 1969.
- [319] D. W. STROOCK et S. R. S. VARADHAN : *Multidimensional diffusion processes*, vol. 233 de *Grundlehren der Mathematischen Wissenschaften [Fundamental Principles of Mathematical Sciences]*. Springer-Verlag, Berlin, 1979.
- [320] J. STUEFER, S. GOMEZ et T. VAN MÖLKEN : Clonal integration beyond resource sharing : implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks. *Evol. Ecol.*, 18:647–667, 2004.

- [321] P. SWIETACH, S. PATIAR, C. T. SUPURAN, A. L. HARRIS et R. D. VAUGHAN-JONES : The role of carbonic anhydrase 9 in regulating extracellular and intracellular pH in three-dimensional tumor cell growths. *Journal of Biological Chemistry*, 284(30):20299–20310, 2009.
- [322] B. SZ.-NAGY et C. FOIAŞ : *Harmonic analysis of operators on Hilbert space*. Translated from the French and revised. North-Holland Publishing Co., Amsterdam, 1970.
- [323] A.-S. SZNITMAN : Topics in propagation of chaos. In *École d'Été de Probabilités de Saint-Flour XIX—1989*, vol. 1464 de *Lecture Notes in Math.*, p. 165–251. Springer, Berlin, 1991.
- [324] Z. TAÏB : *Branching processes and neutral evolution*, vol. 93 de *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 1992.
- [325] S. TAVARÉ : The birth process with immigration, and the genealogical structure of large populations. *J. Math. Biol.*, 25(2):161–168, 1987.
- [326] S. TAVARÉ : Ancestral inference in population genetics. In *Lectures on probability theory and statistics*, vol. 1837 de *Lecture Notes in Math.*, p. 1–188. Springer, Berlin, 2004.
- [327] C. D. THOMAS, E. J. BODSWORTH, R. J. WILSON, A. D. SIMMONS, Z. G. DAVIES, M. MUSCHE et L. CONRADT : Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411:577–581, 2001.
- [328] D. TILMAN et P. KAREIVA : *The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interaction*. Princeton University Press, Princeton, 1996.
- [329] V. C. TRAN : Large population limit and time behaviour of a stochastic particle model describing an age-structured population. *ESAIM Probab. Stat.*, 12:345–386, 2008.
- [330] P. TURCHIN : Evolution in population dynamics. *Nature*, 424:257–258, 2003.
- [331] M. TURELLI, N. H. BARTON et J. A. COYNE : Theory and speciation. *Trends Ecol. Evol.*, 16(7):330–343, 2001.
- [332] E. A. van DOORN : Quasi-stationary distributions and convergence to quasi-stationarity of birth-death processes. *Adv. Appl. Probab.*, 23(4):683–700, 1991.
- [333] G. S. van DOORN et U. DIECKMANN : The long-term evolution of multilocus traits under frequency-dependent disruptive selection. *Evolution*, 60:2226–2238, 2006.
- [334] J. M. van GROENENDAEL, L. KLIMES, J. KLIMESOVA et R. J. J. HENDRICKS : Comparative ecology of clonal plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351:1331–1339, 1996.
- [335] M. van KLEUNEN et M. FISCHER : Adaptive evolution of plastic foraging responses in clonal plants. *Ecology*, 82(12):3309–3319, 2001.
- [336] A. J. VERETENNIKOV : Strong solutions of stochastic differential equations. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 24(2):348–360, 1979.
- [337] A. J. VERETENNIKOV : Strong solutions and explicit formulas for solutions of stochastic integral equations. *Mat. Sb. (N.S.)*, 111(153)(3):434–452, 480, 1980.
- [338] A. J. VERETENNIKOV et N. V. KRYLOV : Explicit formulae for the solutions of stochastic equations. *Mat. Sb. (N.S.)*, 100(142)(2):266–284, 336, 1976.
- [339] A. Y. VERETENNIKOV : Criteria for the existence of a strong solution of a stochastic equation. *Teor. Veroyatnost. i Primenen.*, 27(3):417–424, 1982.
- [340] S. VIA : Sympatric speciation in animals : the ugly duckling grows up. *Trends Ecol. Evol.*, 16:381–390, 2001.
- [341] R. VILELA MENDES : Stochastic solutions of some nonlinear partial differential equations. *Stochastics*, 81(3-4):279–297, 2009.
- [342] S. WATANABE et T. YAMADA : On the uniqueness of solutions of stochastic differential equations. II. *J. Math. Kyoto Univ.*, 11:553–563, 1971.
- [343] D. WAXMAN et S. GAVRILETS : 20 questions on adaptive dynamics. *J. Evol. Biol.*, 18:1139–1154, 2005.
- [344] E. C. WAYMIRE : Probability & incompressible Navier-Stokes equations : an overview of some recent developments. *Probab. Surv.*, 2:1–32, 2005.
- [345] S. D. WEBB, J. A. SHERRATT et R. G. FISH : Mathematical modelling of tumor acidity : Regulation of intracellular pH. *Journal of Theoretical Biology*, 196(2):237–250, 1999.

- [346] R. WILDOVÁ, L. GOUGH, T. HERBEN, C. HERSHOCK et D. GOLDBERG : Architectural and growth traits differ in effect on performance of clonal plants : an analysis using a field-parameterized simulation model. *Oikos*, 116:836–852, 2007.
- [347] E. WINKLER, M. FISCHER et B. SCHMID : Modelling the competitiveness of clonal plants by complementary analytical and simulation approaches. *Oikos*, 85:217–233, 1999.
- [348] E. WINKLER et J. STÖCKLIN : Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance : a grid-based simulation model. *Annals of Botany*, 89:525–536, 2002.
- [349] T. YAMADA et S. WATANABE : On the uniqueness of solutions of stochastic differential equations. *J. Math. Kyoto Univ.*, 11:155–167, 1971.
- [350] T. YOSHIDA, L. JONES, S. ELLNER, G. FUSSMANN et N. HAIRSTON JR. : Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424:303–306, 2003.
- [351] W. R. YOUNG, A. J. ROBERTS et G. STUHNE : Reproductive pair correlations and the clustering of organisms. *Nature*, 412:328–331, 2001.
- [352] F. YU : Stationary distributions of a model of sympatric speciation. *Ann. Appl. Probab.*, 17(3):840–874, 2007.
- [353] M. L. ZEEMAN : Hopf bifurcations in competitive three-dimensional Lotka-Volterra systems. *Dynam. Stability Systems*, 8(3):189–217, 1993.
- [354] X. ZHANG : Strong solutions of SDES with singular drift and Sobolev diffusion coefficients. *Stochastic Process. Appl.*, 115(11):1805–1818, 2005.
- [355] X. ZHANG : Stochastic flows of SDEs with irregular coefficients and stochastic transport equations. *Bull. Sci. Math.*, 134(4):340–378, 2010.
- [356] X. ZHANG : Stochastic homeomorphism flows of SDEs with singular drifts and Sobolev diffusion coefficients. *Electron. J. Probab.*, 16:no. 38, 1096–1116, 2011.
- [357] A. K. ZVONKIN : A transformation of the phase space of a diffusion process that will remove the drift. *Mat. Sb. (N.S.)*, 93(135):129–149, 152, 1974.